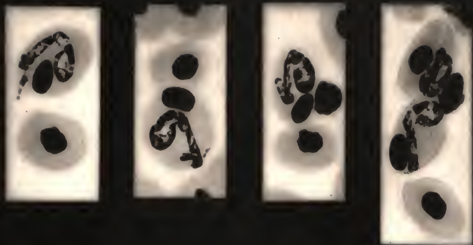
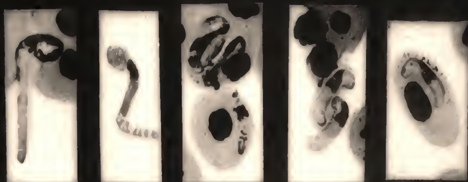
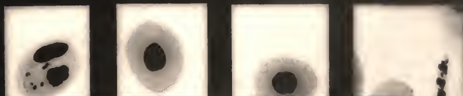






Archiv für Protistenkunde

Archiv

für

Protistenkunde.

Herausgegeben

von

Dr. Fritz Schaudinn
in Rovigno.

Zweiter Band.

Mit 14 Tafeln und 110 Figuren im Text.



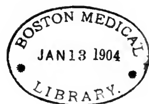
JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Inhaltsübersicht.

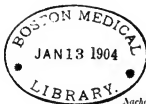
Erstes Heft.

Zweites Heft.

Drittes Heft.


BOSTON MEDICAL
JAN 13 1904
LIBRARY.


CATALOGUED
JAN 13 1904
E. H. B.



Le cycle évolutif de l'Adelea Mesnili,

Coccidie cœlomique parasite d'un Lépidoptère.

Par **Charles Pérez,**
Chargé d'un cours à l'Université, Bordeaux.

(Hierzu Tafel I und 4 Textfiguren.)

Les Coccidies sont essentiellement des parasites du tube digestif. La presque totalité des types actuellement connus de ce groupe de Sporozoaires accomplissent la majeure partie de leur évolution dans les cellules de l'épithélium intestinal, chez les Vertébrés, les Mollusques ou les Arthropodes. Parfois l'infection se propage à des dépendances épithéliales du tube digestif: c'est le cas des adénomes produits par le Coccidium oviforme dans les canaux hépatiques du Lapin; et, d'une manière analogue, des kystes de Coccidium et de Goussia ont été observés dans le foie de divers Poissons.

On connaît, en outre, quelques cas d'infection coccidienne d'organes excréteurs: rein de la grenouille parasité par Hyaloklossia Lieberkuhni Labbé; organe de Bojanus parasité par Klossia helicina Schneider chez divers Helix, par Hyaloklossia Pelseneeri Léger chez les Donax et les Tellina. Mais là encore il s'agit de parasites épithéliaux, s'attaquant à une seule catégorie, bien déterminée, de cellules épithéliales.

Schaudinn [02] vient de signaler une Coccidie, Cyclospora caryolytica Schaudinn, qui provoque chez les Taupes une entérite pernicieuse, et infecte non seulement les noyaux des cellules épithéliales, mais aussi ceux des cellules conjonctives sous-muqueuses, et des leucocytes que l'on peut rencontrer dans la paroi intestinale. C'est là un fait encore assez isolé. Les cas, jusqu'ici signalés, d'infection

coccidienne de la cavité générale, avec attaque, par le parasite, de diverses catégories histologiques de cellules en rapport avec cette cavité, sont extrêmement peu nombreux; ils sont d'ailleurs tous relatifs à des Insectes.

L'extrême rareté de ces cas m'engage à revenir avec quelque détail sur l'histoire d'une Coccidie cœlomique, parasite de Tineola biseliella Zll., que j'ai naguère signalée sous le nom d'Adelea Mesnili. A l'époque où je l'ai pour la première fois décrite [99], la possibilité d'une infection coccidienne cœlomique n'était connue que par une observation sommaire d'A. SCHNEIDER [85], laconiquement rapportée en ces termes dans les Tablettes zoologiques: „J'ai trouvé des Akis dont tout le corps graisseux était envahi par un Klossia à spores bicorpusculées" (T. I. 1, p. 8). Ce parasite n'a pas été retrouvé dans le cœlome des Akis. LÉGER suppose qu'il pourrait être identique à l'Adelea akidium, qu'il a lui-même observée dans le tube digestif des Akis algeriana de Bône.

Depuis ma note préliminaire, une observation analogue a été faite par LÉGER d'une Coccidie cœlomique, peut-être identique à l'Adelea akidium, et parasitant un autre Ténébrionide, Olocrates abbreviatus OL., provenant de Banyuls.

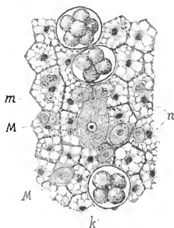


Fig. A.
Stades divers de la Coccidie, dans une nappe adipeuse faiblement contaminée: *M*, jeunes macrogamètes; *m*, microgamétocytes; *k*, ookystes; *n*, noyaux des cellules adipeuses. Gr. = 450.

Dans ces infections encore, le parasite présente une affinité particulière pour une catégorie déterminée de cellules: ce sont les éléments du corps gras qui sont parasités avec une élection manifeste. C'est le cas de l'observation de SCHNEIDER sur les Akis, de celle de LÉGER sur les Olocrates; il en est de même dans l'infection des Tineola que j'ai observée. Chez les individus où l'infection est la moins intense, le corps adipeux est seul contaminé; les cellules, cohérentes entre elles, forment, comme chez les individus sains, des masses irrégulièrement lobées, flottant entre les organes; c'est au milieu du réticulum de ce tissu que l'on peut voir les parasites insinués

sporadiquement dans les cellules, et ne produisant que des déformations locales, sans rompre la cohésion de l'ensemble (fig. A du texte).

Dans les cas d'infection intense, il n'est pour ainsi dire pas de cellule adipeuse qui ne soit contaminée; il n'y a plus alors de corps gras à proprement parler; le tissu est complètement émietté par le pullulement extraordinaire des parasites, qui, pêle-mêle avec ses débris, remplissent la cavité du corps d'une sorte d'émulsion laiteuse, qui s'épanche au premier coup d'aiguille donné pour dilacérer l'Insecte. Le corps adipeux n'est point alors seul contaminé; on trouve au

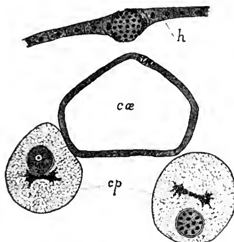


Fig. B.
Coupe transversale du cœur, *cœ*, et des régions voisines, montrant la contamination des cellules péricardiales, *cp*. Au dessus du cœur, le développement d'un volumineux schizonte a fait éclater l'hypoderme, *h*. Gr. = 450.

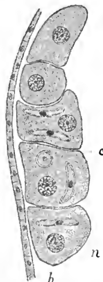


Fig. C.
Contamination des œnocytes: *h*, hypoderme; *n*, noyau d'un œnocyte; *c*, jeunes coccidies. Gr. = 675.

contraire des parasites dans presque tous les organes; par ordre de fréquence, les cellules péricardiales et les œnocytes, puis les tubes de Malpighi, les muscles et l'hypoderme (fig. B, C, D du texte).

Le système nerveux est toujors indemne, ainsi que les organes génitaux, et, chez les larves, les disques imaginaux. Ces organes ne sont évidemment pas susceptibles de fournir aux parasites une nourri-

ture abondante, comme les trophocytes; on ne doit pas être étonné de n'y point rencontrer de coccidies adultes. Mais l'absence complète, même de jeunes mérozoïtes, indique que ces organes résistent complètement à l'infection; il ne semble pas d'autre part qu'ils soient plus impénétrables que les muscles, par exemple. On peut donc penser que leur résistance n'est pas nniquement mécanique, mais qn'il y a une véritable immunité de leurs cellules, qu'un chimiotactisme particulier éloigne d'elles les mérozoïtes qui pullulent à l'entour.



Fig. D. Schizonte dans un muscle. Gr. = 750.

Un autre organe qui m'a toujours aussi paru indemne est l'épithélium intestinal; et cela, non seulement pendant le renouvellement épithélial qui se produit au moment de la nymphose, mais aussi dans des cas d'infection intense de chenilles encore jeunes, dont l'épithélium larvaire, muni de sa bordure en brosse, se présentait encore en parfait état histologique et en activité fonctionnelle. Cet épithélium est par conséquent, comme d'antres cellules indiquées plus haut, réfractaire à l'infection.

Il semble donc que l'on a affaire ici à une Coccidie qui est un parasite cœlomiqne pur, et non à un parasite intestinal dont la forme cœlomique ne représenterait qu'une adaptation secondaire au parasitisme dans un Insecte holométabole, comme c'est le cas pour les kystes cœlomiques décrits par Léger chez un certain nombre de Grégarines des Insectes. Ces dernières parcourent tout leur cycle évolutif dans l'intestin de l'hôte pendant sa vie larvaire; c'est seulement au moment de la nymphose qu'elles pénètrent dans la cavité générale, et que leur enkystement cœlomique les met à l'abri d'une évacuation extérieure. Dans le cas actuel, il est bien vraisemblable que la contamination d'hôtes neufs doit se produire aussi par la cavité digestive. Les kystes cœlomiques ne peuvent être mis en liberté qu'après la mort de l'Insecte qui les porte; or on sait que les Mites abandonnent souvent leurs cadavres dans les vieux chiffons où elles ont pondu. Leurs dépouilles tombant en poussière doivent naturellement être absorbées par les chenilles avec leur nourriture; et c'est ainsi que doit se faire la contagion. Mais une fois que les sporocystes ont été ingérés, les sporozoïtes qu'ils contiennent ne doivent faire que traverser l'épithélium intestinal et gagner immédiatement la cavité générale. Il est vraisemblable que c'est par leur surface cœlomique que les tubes de Malpighi peuvent

être ultérieurement contaminés, et que les parasites que l'on y observe n'y sont point arrivés par la cavité tubulaire communiquant avec celle de l'intestin.

Un autre argument qui milite en faveur de la nature exclusivement cœlomique de l'Adelea Mesnili, est qu'il n'y a nullement correspondance entre l'évolution de ce parasite et celle de l'hôte. On peut trouver chez une nymphe une majorité de stades en barillets (multiplication asexuée), et au contraire, chez une chenille encore loin de sa nymphose, presque tous les parasites sous forme d'ookystes mûrs, c'est à dire arrivés au terme de l'évolution qui suit la reproduction sexuée. Il semble donc que les stades observés chez un hôte donné sont uniquement en rapport avec l'ancienneté de l'infection.

Je n'ai pas eu la chance d'observer le passage des sporozoïtes à travers l'épithélium intestinal; le temps m'a fait défaut pour tenter des infections expérimentales, à l'époque où j'avais entre les mains des chenilles contaminées.[1] Depuis, j'ai vainement tenté de me procurer de nouveau de ces parasites; je ne les ai jamais retrouvés chez des Tineola provenant de localités diverses. Il semble donc que ce soit un parasite assez rare.

Je me bornerai à décrire, d'aprés des frottis et des coupes, les stades observés dans la cavité générale; ils suffisent d'ailleurs à reconstituer l'histoire de la Coccidie. Toute l'évolution a lieu à l'intérieur des cellules de l'hôte; la fécondation s'y accomplit, et les ookystes y mûrissent.

Conformément aux faits déjà connus, l'évolution de la Coccidie peut présenter deux modes différents: une schizogonie, ou multiplication agame, constituant la prolifération du parasite à l'intérieur de l'hôte infesté; et une sporogonie, consécutive à une fécondation, aboutissant à la formation d'ookystes à spores durables, qui sont la forme de conservation du parasite, capable de contaminer des hôtes nouveaux. Je n'ai pas réussi à observer de différences cytologiques permettant de prévoir, dés les stades de croissance, vers lequel de ces modes va évoluer une coccidie donnée.

Schizogonie.

Les coccidies chez lesquelles on voit apparaître les premiers phénoménes aboutissant à la schizogonie se présentent sous forme

[1]) Elles m'avaient été obligeamment procurées par M. Bouvier, professeur au Muséum d'Histoire Naturelle, et lui avaient été adressées par M. Liautaud de Clermont-Ferrand.

d'ellipsoïdes ayant en moyenne 20 μ sur 15 μ, Le noyau se diffuse dans le cytoplasme, et les granules chromatiques émigrent à la surface de la coccidie. Ils s'y organisent alors en un certain nombre de groupements étoilés (Pl. 1 fig. 1), tels que ceux décrits par Siedlecki chez Adelea ovata. Puis chaque étoile se condense en un noyau compact arrondi, d'environ 2 μ, légèrement saillant en dehors de la surface du corps cytoplasmique de la coccidie (fig. 2). Celui-ci se subdivise alors en territoires distincts (fig. 3), s'individualisant chacun autour d'un noyau, et l'on aboutit ainsi au stade en barillet, caractéristique des schizontes (fig. 4). Ce sont des faisceaux de jeunes éléments fusiformes, ou mérozoïtes, généralement orientés parallèlement les uns aux autres, et présentant de l'extérieur l'aspect d'une sphère ou d'un ellipsoïde divisé en étroits onglets. Le plus souvent chaque mérozoïte occupe toute la longueur d'un méridien, et les noyaux sont placés dans l'équateur du barillet. Mais, quelquefois, la disposition est moins régulière; il peut y avoir, par exemple, deux faisceaux polaires de mérozoïtes, s'engrenant suivant l'équateur. A l'état frais, on distingue aux pôles du barillet quelques granules incolores réfringents, qui constituent sans doute un reliquat éliminé.

Les barillets ou schizontes sont variables de taille, comme les coccidies qui leur ont donné naissance, et contiennent un nombre de mérozoïtes variable avec leur taille elle-même. Ce nombre, généralement compris entre 20 et 30, peut s'abaisser à 10 ou dépasser 40. Les barillets se dissocient ensuite, et mettent en liberté leurs mérozoïtes (fig. 5). Ceux-ci, en fuseaux allongés, ont environ 15 μ sur 2 μ; dans leur région centrale, un noyau ovoïde, à structure compacte, long d'environ 3 μ, occupe presque toute la largeur de l'élément. Observés dans le sang de l'Insecte, étendu au besoin d'eau physiologique, où ils restent vivants plusieurs heures, ces jeunes parasites se montrent animés de deux sortes de mouvements. Tantôt ils se courbent en arc, puis se détendent brusquement, comme affectés de convulsions spasmodiques; tantôt au contraire, conservant une forme hélicoïdale à peu près fixe, ils se déplacent tout d'une pièce en se vissant dans le liquide ambiant. Ils peuvent ainsi pénétrer dans de nouvelles cellules, où généralement ils ne tardent pas à s'arrondir[1]), en même temps que le noyau prend son aspect vacuolaire caractéristique, avec un gros karyosome. Ils peuvent

---

[1]) Quelquefois, particulièrement dans les œnocytes, les parasites gardent assez longtemps une forme ovoïde allongée.

alors, soit redonner naissance à une nouvelle génération de mérozoïtes, soit se différencier en éléments sexués.

Ici la question se pose de savoir si l'on peut distinguer, dès le stade de schizonte, les mérozoïtes qui évolueront vers l'un ou l'autre sexe. On sait, en effet, qu'un dimorphisme très net entre des schizontes mâles (dont les mérozoïtes deviennent des microgamétocytes), et des schizontes femelles (dont les mérozoïtes deviennent des macrogamètes), a été décrit par Siedlecki chez Adelea ovata. Un dimorphisme tont semblable a été observé par Bonnet-Eymard chez Legerella nova Schneider (Legerella Mesnil = Eimeria Schneider p. p.); et tout récemment Schaudinn vient de faire connaître, chez Cyclospora caryolytica, un dimorphisme s'accusant d'une manière précoce entre denx catégories de schizontes, dont les mérozoïtes, après plusieurs schizogonies successives, devieudront des macrogamètes, ou donneront naissance à de nombreux microgamètes ciliés. Au contraire, Laveran n'a pas réussi à observer de dimorphisme chez Klossia helicina.

Dans l'espéce actuelle, les jeunes éléments mâles ue se distinguent par aucun caractère cytologique nettement appréciable; ils ne présentent point, par exemple, de granules pigmentaires ou réfringents caractéristiques, comme dans les espèces qui viennent d'être rappelées. La plupart des schizontes se rapportent au type décrit plus haut. A la vérité on observe, ontre les inégalités de taille, quelques variations dans la disposition des mérozoïtes, ou même dans leur forme individuelle plus ou moins effilée; mais l'existence de tous les intermédiaires entre les formes extrêmes rend impossible tout essai de répartitiou en denx catégories nettement tranchées. Aussi avais-je penché, lors de ma note préliminaire, pour l'absence de dimorphisme dans cette espèce. Je dois cependant signaler que certaius schizontes sont formés d'un petit uombre (une dizaine au plus) d'éléments en forme de larges navettes, de 7 à 8 μ sur 4 μ, à noyaux sphériques (fig. 6, 7). Il est possible que ces éléments deviennent tous des microgamétocytes, à l'exclusion des mérozoïtes en fuseaux allongés, qui donneraient tons des macrogamétes.

Evolution des macrogamètes.

Les mérozoïtes qui évoluent en macrogamètes grandissent, en prenant une forme ellipsoïdale de plus en plus trapue. A leur état définitif, les macrogamètes mûrs sont des cellules nues, ovoïdes, dont les axes varient respectivement de 30 μ à 50 μ et de 20 μ à 35 μ.

Ils sont donc notablement plus volumineux qne les schizontes. Le cytoplasme présente nn réticulum alvéolaire extrêmement net. Le noyau, central, est nne sphére de 6 μ de diamétre, d'aspect vacnolaire, et contient un gros karyosome nnique (fig. 12).

Evolution des microgamètes.

Les mérozoïtes dont l'évolution va conduire à la formation des éléments mâles grandissent peu, et s'arrondissent en éléments sphériques de 10 μ de diamétre, à cytoplasme réticulé, et à noyau central uniformément chromatique; ce sont les microgamétocytes (fig. 8). Le noyau, se rapprochant ensuite de la surface, s'y divise en denx par étirement (fig. 9). Cette première bipartition est bientôt suivie d'nne seconde, aboutissant à la formation, dans chaque microgamétocyte, de quatre noyaux superficiels. Ces noyaux ont d'abord une forme étoilée (fig. 10); ils s'arrondissent ensuite (fig. 11), puis s'étirent en forme de virgules longues de 4 μ (fig. 13). Chacune de ces virgules chromatiques, sans doute enveloppée d'une mince couche de protoplasme, constitue un élément mâle, saillant à la surface du corps cytoplasmique du microgamétocyte, qui n'est plns dès lors qu'un reliquat inemployé.

Chez Adelea ovata, d'aprés les observations de SIEDLECKI, ce sont uniquement de jeunes microgamétocytes accolés à des macrogamètes tombés dans la cavité intestinale des Lithobius, qni présentent ainsi l'évolution conduisant aux microgamétes. De même, chez Klossia helicina, d'après les observations de LAVERAN, ce sont un, parfois plusieurs mérozoïtes, immigrés dans une cellnle rénale contenant déjà un macrogamète, qui s'accolent à lui, et donnent ensuite des microgamètes. Il en est encore ainsi chez Legerella nova, d'aprés BONNET-EYMARD.

Il est au contraire trés remarquable que, dans l'espèce que je décris, si l'accolement d'nn microgamétocyte à un macrogaméte est fréquent, il n'est nullement nécessaire à l'évolution des éléments mâles. Ceux-ci peuvent, au contraire, se développer d'une façon tout à fait indépendante; et on trouve, répandus en nombre considérable dans les tissus, tous les stades de l'évolution précédente. Il est probable, d'ailleurs, qne, lorsqu'nn microgamétocyte évolue isolément, ses microgamétes restent inemployés, et n'émigrent point vers des macrogamètes, comme cela arrive ponr les éléments mâles ciliés des Coccidium; les macrogamétes sont sans doute toujours fécondés par un microgaméte ayant évolué à leur surface.

Il faut noter aussi que, très fréquemment, deux ou plusieurs microgamétocytes, évoluant côte à côte, sont étroitement accolés (fig. 10 à 12). Il n'est pas étonnant que plusieurs de ces éléments, de taille relativement petite, puissent trouver dans une même cellule de l'hôte une nourriture suffisante pour parfaire leur évolution, et leur accolement n'a sans doute d'autre cause que leur contact par voisinage immédiat; je ne crois pas qu'il faille lui attribuer une grande signification physiologique.

Fécondation et formation des sporocystes.

Le noyau du macrogamète, primitivement central (fig. 12), gagne un pôle de la cellule (fig. 13), et l'on aperçoit, au centre du cytoplasme qu'il occupait jusque là, une plage uniformément colorée en rose violacé (préparations à l'hémalun-éosine). Le noyau femelle devient obscur, comme si son karyosome se diffusait peu à peu dans le suc nucléaire (fig. 14); quelques épaississements colorables, aux nœuds du réseau cytoplasmique, indiquent peut être une émigration d'une partie de la chromatine en dehors du noyau, une sorte d'épuration nucléaire. Le noyau femelle, dont la membrane est devenue indistincte, a pris d'ailleurs un aspect irrégulièrement étoilé (fig. 15). C'est à ce moment que se fait la pénétration d'un microgamète, qui a abandonné le reliquat cytoplasmique du microgamétocyte; et cette pénétration est immédiatement suivie de la sécrétion d'une membrane kystique autour de la cellule où s'opère la fusion des noyaux. A l'extérieur de l'ookyste, on retrouve longtemps le reliquat du microgamétocyte et les trois microgamètes inemployés (fig. 16, 17, 20, 23).

A l'intérieur de l'ookyste, dont la masse interne s'est un peu rétractée de la paroi, se passe alors un phénomène nucléaire très remarquable, déjà décrit par Schaudinn et Siedlecki. Le noyau fusionné s'étend suivant tout un diamètre de la cellule, sous forme d'un fuseau où la chromatine se condense en filaments allongés, tranchant sur un fond plus clair (fig. 17). Les stades qui suivent immédiatement ce fuseau sont difficiles à rencontrer et à sérier. Il m'a semblé que le fuseau se condensait en un noyau central, qui se désagrège ensuite, la chromatine s'irradiant vers la surface de la cellule, en cheminant par les travées protoplasmiques, et se condensant ensuite en un seul noyau périphérique.

Ce noyau subit ensuite plusieurs divisions, par une sorte d'ébauche de processus karyokinétique (étirement avec Zwischenkörper), et les noyaux issus de ces bipartitions se distribuent à la surface de

l'ookyste (fig. 19). Puis le cytoplasme se fragmente (fig. 20, 21) en autant de masses sphériques qu'il y avait de noyaux; chacune va devenir un sporocyste. Le noyau, superficiel, se divise en deux, et, pendant qu'une membrane est sécrétée autour de chaque sporocyste, le cytoplasme s'organise en deux sporozoïtes, enroulés en virgules dans la région périphérique, tandis que le centre est occupé par un reliquat granuleux réfringent (fig. 22, 23, 24).

Les dimensions des ookystes sont variables, comme celles des macrogamètes d'où ils dérivent. Dans chacun d'eux le nombre des sporocystes varie généralement de six à huit; il s'élève rarement à neuf, mais peut descendre à quatre et même à trois. Les sporocystes ont 15 μ de diamètre.

En résumé, cette Coccidie, caractérisée par ses sporocystes comme une Adelea, présente un cycle évolutif tout semblable à celui que nous a fait connaître la belle étude de Siedlecki sur l'Adelea ovata; elle s'écarte cependant de cette dernière par la présence d'une membrane résistante autour des ookystes, caractère qui, d'ailleurs, la rapproche des autres espèces du genre. On peut penser que ce cycle évolutif est général dans le genre, car les figures publiées par Léger [98] permettent de reconnaître des microgamétocytes accolés à des kystes d'Adelea dimidiata et d'Adelea akidium (Pl. VII, fig. 16c et fig. 25; „corps de réduction nucléaire de l'auteur"). Une évolution toute semblable a d'ailleurs été observée dans d'autres types, chez Klossia helicina par Laveran, chez Legerella nova par Bonnet-Eymard.

L'évolution indépendante des microgamètes constitue, avec l'habitat cœlomique, la particularité la plus remarquable de l'Adelea Mesnili.

Index bibliographique.

Bonnet-Eymard, G.: Sur l'évolution de l'Eimeria nova Schn. C. R. Soc. Biologie Paris. 30 juin 1900.

Laveran, A.: Sur les modes de reproduction de Klossia helicina Schn. C. R. Soc. Biologie Paris; sér. 10, vol. 5. 1898.

Léger, L.: Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. Bull. Mus. Marseille v. 1 fasc. 1. 1898.

—: Sur la présence d'une Coccidie cœlomique chez Olocrates abbreviatus Ol. Arch. Zool. Expér. et Gén. 1900. Notes et Revue. No. 1–2.

Pérez, Ch.: Sur une Coccidie nouvelle, Adelea Mesnili (n. sp.), parasite cœlomique d'un Lépidoptère. C. R. Soc. Biologie Paris; sér. 11, v. 1. 1899.

Schaudinn, F.: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. Arbeiten aus dem K. Gesundheitsamte. Bd. XVIII, H. 3. 1902.

Schaudinn, F. et Siedlecki, M.: Beiträge zur Keuntnis der Coccidien. Verh. Deutsche Zool. Ges. 1897.

Schneider, A.: Coccidies nouvelles ou peu connues. Tablettes Zoologiques I, 1. 1885.

Siedlecki, M.: Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schn. Ann. Inst. Pasteur. 1899.

Explication de la planche I.

Fig. 1 à 7. Schizogonie. Gr. = 1200.

Fig. 1. Organisation de la chromatine en étoiles à la surface de la coccidie.

Fig. 2. Condensation de chaque étoile en un noyau ovoïde saillant, qui sera un noyau de mérozoïte.

Fig. 3. Début du partage du cytoplasme conduisant à l'individualisation des mérozoïtes.

Fig. 4. Schizonte ou barillet.

Fig. 5. Dissociation d'un barillet et mise en liberté des mérozoïtes.

Fig. 6 et 7. Stades de schizogonie conduisant à la formation de mérozoïtes trapus, en forme de navettes, qui deviennent peut être tous des microgamétocytes, à l'exclusion des mérozoïtes fusiformes allongés (fig. 5), qui donneraient des macrogamètes.

Fig. 8 à 11. Evolution des microgamètocytes et formation des microgamètes. Les figures mettent en évidence la possibilité de cette évolution, indépendamment de tout accolement du microgamétocyte à un macrogamète; elles montrent en outre un fait fréquent, l'accolement de deux microgamétocytes évoluant au contact l'un de l'autre. Gr. = 1200.

Fig. 8. Microgamétocyte.

Fig. 9. Première bipartition du noyau dans deux microgamétocytes accolés.

Fig. 10. Après une nouvelle bipartition, quatre étoiles chromatiques se sont formées dans chaque microgamétocyte.

Fig. 11. Chaque étoile se condense en un noyau ovoïde, qui s'étirera ensuite en virgule pour constituer un microgamète.

Fig. 12 à 24. Fécondation et sporogonie. Gr. = 900.

Fig. 12. Macrogamète mûr, auquel est accolé un microgamétocyte au stade de deux noyaux.

Fig. 13. Le noyau du macrogamète se porte à un pôle. Les microgamètes abandonnent le reliquat cytoplasmique du microgamétocyte.

Fig. 14. Le noyau du macrogamète devient obscur, et son karyosome indistinct. Quelques renforcements colorables aux nœuds du réseau cytoplasmique indiquent peut être une émigration d'une partie de la chromatine en dehors du noyau, une épuration nucléaire.

Fig. 15. Le noyau femelle devient irrégulièrement étoilé; c'est à ce moment qu'a lieu la fécondation.

Fig. 16. La pénétration d'un microgamète est immédiatement suivie de la sécrétion d'une enveloppe kystique, à l'extérieur de laquelle on retrouve le reliquat

du microgamétocyte et les trois microgamètes inemployés. Le noyau fusionné commence à s'allonger, et la chromatine s'y condense en traînées.

Fig. 17. Le noyau fusionné s'étend en un long fuseau de filaments chromatiques. Ce stade paraît être suivi d'une condensation du noyau au centre de la cellule, stade qui n'a pas été figuré.

Fig. 18. La chromatine ayant émigré à la surface, se réunit en un noyau unique.

Fig. 19. A la suite de bipartitions répétées de ce noyau, un certain nombre de noyaux sont répartis à la surface du contenu encore indivis de l'ookyste.

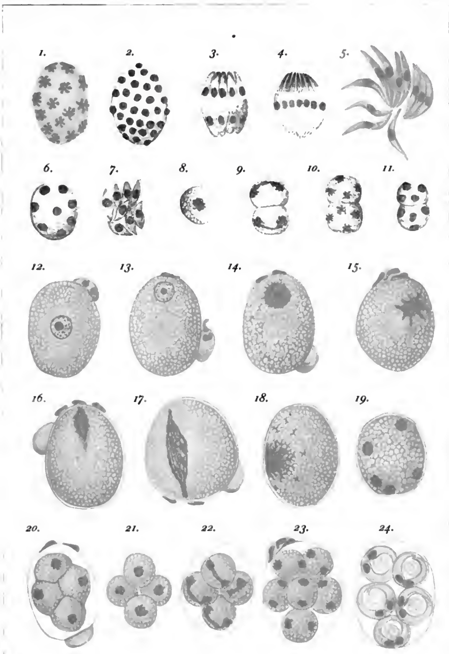
Fig. 20. Le cytoplasme commence à se fragmenter en territoires correspondant aux noyaux.

Fig. 21. La division du contenu de l'ookyste est complète, en masses sphériques, présentant chacune un noyau superficiel, et qui deviendront autant de sporocystes.

Fig. 22. Début de la bipartition du noyau.

Fig. 23. La division nucléaire est achevée.

Fig. 24. Chaque sporocyste a sécrété autour de lui une enveloppe, et son contenu s'est différencié en deux sporozoïtes enroulés en virgules autour d'un reliquat.



Pérez del. Verlag von Gustav Fischer, Jena. P. Weise, Lith., Jena.

Untersuchungen an Coccidium cuniculi.

Von

Prof. Dr. **Rud. Metzner,**

Direktor d. Physiol. Inst. d. Univ. Basel.

I. Teil.

(Hierzu Tafel II.)

In der Einleitung zu seiner großen Coccidienarbeit giebt Labbé (96) eine sorgfältige Entdeckungs- und Erforschungsgeschichte dieser Sporozoen. Aus ihr erhellt, daß die Meinungen über die Natur dieser Gebilde anfänglich sehr geteilt waren. Ihr Entdecker Hake (39) hielt sie für Eiterkörperchen, welche in den nach seiner Ansicht krebsigen Leberknoten eingeschlossen sind; Nasse (43) für abnorme Epithelialbildungen; Handfield Jones (46), der genaue Ermittelungen bei Kaninchenzüchtern über die Häufigkeit und die näheren Umstände des Auftretens dieser Krankheit eingezogen hatte, und von ihnen erfuhr, daß vor allem bei Grünfütterung die Seuche so verheerend aufträte — eine Thatsache, die jeder leicht bestätigen kann —, glaubte in den Körperchen umgewandelte Leber-Parenchymzellen zu erkennen. Andere, wie Dujardin — welcher von Rayer (46) über die Natur der gefundenen Gebilde konsultiert worden war (l. c. p. 21) —, Brown-Séquard, Ch. Robin und Lebert sahen in ihnen Distomeneier und zwar „unreife", (Dujardin bei Rayer), da sich in keinem der angeführten vier Fälle Distomen fanden. Küchenmeister, Davaine, Gübler glaubten in ihnen Nematodeneier zu erkennen, bis dann durch Remak (45), Kauffmann (47), Lieberkühn (54) ihre wahre Natur aufgedeckt wurde. In den Irrtum, Nematodeneier vor mir zu haben, war auch ich verfallen,

als ich jedesmal bei den Kaninchen unseres Instituts, welche ungeheure Mengen von Oxyuris ambigna enthielten, auch im Coecum, im Processns vermiformis nnd im Colon die mir unbekannten Coccidien fand, sowohl die Kryptenzellen erfüllt von den nackten, intracellulären Formen, als auch im Lumen derselben die encystierten Stadien. Dieses Zusammentreffen erklärte sich später dadurch, daß alle mit Oxyuren behafteten Tiere von demselben Züchter stammten, dessen Ställe eben mit beiden Parasitenarten infiziert waren. Der Umstand, daß die Sporozoiten sich an den genannten Darmabschnitten in der Wand fanden, an Darmabschnitten, wo man nach Schmidt (76) so häufig „gelbliche Flecken", bestehend aus „Anhäufungen von Tausenden von Eiern einer Oxyurisart"[1]) antrifft, daß weiterhin Krankheitssymptome, wie sie der Coccidiose eigentümlich, bei den untersuchten Tieren fehlten, sowie das erwähnte znfällige Zusammentreffen ließen mich als Nichtfachmann in diesem Irrtume verharren, bis ich in München bei Gelegenheit der 71. Versammlung dentscher Naturforscher und Ärzte (1899) meine Photogramme den Fachleuten vorlegte und von ihnen aufgeklärt wurde. Das Studinm, das ich nun diesen in so vieler Hinsicht merkwürdigen Protozoen widmete, zeigte mir aber einmal, daß Ort und Art des mir aufgestoßenen Vorkommens noch nicht beschrieben wurden, und zum andern fiel es in eine Zeit, in welcher durch die Arbeiten von Léger, Schaudinn, Simond, Siedletzki u. a. eine Umwälzung in den Anschauungen über die Entwicklungskreise, die Systematik der Coccidien hervorgerufen wurde; in eine Zeit, in der durch Aufdeckung der Beziehnngen der Coccidien zu den Hämosporidien, vor allem zum Generationswechsel der Malariaparasiten, auch das Interesse weiterer Kreise auf sie gelenkt wurde. Von den Bestrebungen, das ursächliche Moment der Entwicklung maligner Tumoren in einer Sporozoeninfektion zu entdecken, sehe ich hier ganz ab. Labbé (96, p. 518) hat ausgezeichnete kritische Bemerkungen über diese Arbeiten gegeben, und in neuester Zeit hat Schaudinn (00 u. 02) nicht mit seinem sehr harten Urteile über die Flut dieser Arbeiten zurückgehalten, wenn auch nach Lühe's Erfahrungen (00, Fußnote p. 18) die Überzeugung von dem Nichtvorhandensein der Protozoen in bösartigen Geschwülsten noch keine allgemeine zu sein scheint.

[1]) cit. anch bei Krause, Anatomie des Kaninchens, II. Aufl. 1884 p. 219 unten. Im zweiten Teile werde ich bei Gelegenheit der Besprechung des Infektionsmodus dieser Darmabschnitte noch anf diese „Flecken" zu sprechen kommen, die nichts anderes als ungeheure Coccidienanhäufungen sind.

Wiewohl mir als Nichtfachmann auf Schritt und Tritt große und begreifliche Schwierigkeiten entgegentraten, mußte ich mich doch wohl oder übel mit der Materie abzufinden suchen, dabei vor allem medizinische und speziell physiologische Gesichtspunkte im Auge behaltend.

Von den Autoren wird fast übereinstimmend angegeben, daß die Entwicklung der Coccidien, speziell des Coccid. cunic. und der ihm nächststehenden Formen, im Wirtstiere sich rein epithelial, intracellulär abspiele, mit seltenen Ausnahmen, im Gegensatz zu den bekannten, regelmäßigen submucösen Entwicklungsstadien der Malariaparasiten im Anopheleswirte. Eine solche Ausnahme giebt Rivolta (77(2)) an, der beim Hunde (77(1)) in den Darmzotten die „eiförmigen" Zellen fand; er sagt, daß sie (l. c. p. 86) wohl den Psorospermien ähnlich seien; aber sie liegen, zum Unterschiede von denen des Kaninchens, im Zottenparenchym, nicht im Epithel.[1]) Öfter wird von den in poikilothermen Wirbeltieren bezw. den in Wirbellosen schmarotzenden Parasiten ein subepitheliales Vorkommen berichtet: Labbé (96) erwähnt im systematischen Teile seiner großen Coccidienarbeit, daß die in den Epithelien vieler Fische lebende Rhabdospora Henneguy zufällig (accidentellement p. 53) auch im Bindegewebe vorkomme, ebenso von Coccid. gigant. (= Pfeifferella gigant.), im intestin spiral von Lamna cornubica schmarotzend, daß seine außerordentliche Größe es häufig zwingt, in das submucöse Bindegewebe einzudringen (l. c. p. 532 Z. 16 v. oben).

Ich habe nun im Gegensatz hierzu das Eindringen des Coccid. cunic. in das submucöse Gewebe sehr häufig beobachtet, regelmäßig in der Tunica propria des Coecum, des Processus vermiformis und des Colon, doch nicht selten auch im Dünndarm. Es schien mir interessant genug, diese Verhältnisse etwas näher zu studieren; sie sollen im zweiten Teile dieser Arbeit besprochen werden. Im vorliegenden ersten Teile will ich über Beobachtungen der exogenen Sporulation und der Sporozoitenbefreiung berichten, die von besonderem physiologischen Interesse sind; der letztere Vorgang ist ja bisher so gut wie völlig unbekannt für Coccidium cuniculi.

[1]) Daß ich Einsicht nehmen konnte in die schwer zugänglichen Arbeiten Rivolta's, verdanke ich dem Entgegenkommen und den Bemühungen des Herrn Prof. Maffucci, Direttore del Gabinetto di Anatomia patologica dell' Università di Pisa. Ich sage ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank.

I. Sporulation.

a) Versuchsverfahren.

Die Vorgänge bei der exogenen Spornlation der entwicklungsfähigen Coccidiencysten (Oocysten nach Léger-Schaudinn) — also derjenigen Coccidien, die als Makrogameten von einem Mikrogameten befruchtet wurden — sind, wie bei den Gregarinen, an verschiedenen Species von mehreren Autoren eingehend beschrieben worden. Die Sporulation von Coccidium cuniculi (Coccidium oviforme nnd Coccidinm perforans) haben Stieda (65), Leuckart (76), Balbiani (84), Rieck (89), L. Pfeiffer (88 n. 91), R. Pfeiffer (92) dargelegt und zwar auf Grund von Beobachtungen an frischem Material, oder doch von solchem, das in einer Weise konserviert wurde, daß die exogene Sporulation trotzdem ihreu Fortgang nahm. In gleicher Weise haben Jackson Clarke (95), Schuberg (97) ihre Studien am Mäusecoccidium angestellt, Schneider (92) an Coccidium proprium, indes Schaudinn (1900 u. 1902)[1]) in der Lage war, sowohl am Parasiten des Tausendfußes als an dem des Maulwnrfes die Beobachtung lebenden und fixierten, geschnittenen Materials zu kombinieren.

Aber während die obengenannten Forscher fast ausnahmslos durch die Beobachtnng neben einander oder nach einander an verschiedenen Individuen auftretender Bilder in scharfsinniger Weise den Entwicklungsgang festlegten, habe ich darnach gestrebt, das gleiche Individuum durch alle Phasen zu verfolgen. Auch Schaudinn hat, zum Teil mit Hilfe des heizbareu Objekttisches, diesen Weg verfolgt. Das manchmal sehr mühsame Verfahren, das ich dabei einschlug, war folgendes: Von den aus Leberknoten bezw. der Gallenblase kommenden Coccidienreinkulturen oder auch von stark coccidienhaltigem Kothe wurden sehr flache Deckglas-Tropfenpräparate in der von mir (1901) schon beschriebenen Art und Weise hergestellt. Dieselben montierte ich auf feuchte Kammern, die zum Teil für Durchleitung von Gasen eingerichtet waren, und dichtete mit Paraffin sowohl als Vaselin ab. Es wurden dann von den Cysten, welche ein normales Aussehen hatten und voraussichtlich zur Sporulation schreiten würden, eine ziemliche Anzahl auf einem Kreuztisch mit

[1]) Die vorliegenden Untersuchnngen waren schon zum Teil abgeschlossen, als mir durch die Freundlichkeit des Autors die ausgezeichnete Studie Schaudinn's über Cyclospora caryolitica Schaud., den Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs, zuging. Sie ist, soweit es ging, noch benützt worden.

sehr ausgiebiger Bewegung [1]) in zwei auf einander senkrecht stehenden Richtungen durch die Nonien festgelegt. In kurzen Zeitintervallen geschah die Protokollierung der Zustände dieser Cysten. Zeigten sich die ersten Anfänge der Sporulation, so wurde die Untersuchung auf drei oder vier Individuen beschränkt, um die Beobachtungen möglichst lückenlos fortführen zu können. Bei der Anfertigung der Flachtropfenpräparate wurde darauf gesehen, den ganzen Inhalt des Tropfens vor dem Einschließen möglichst ausgiebig und lange mit der Luft in Berührung zu bringen. Für die Beobachtung benützte ich gute Immersionsapochromate und fixierte das Gesehene rasch durch Zeichnungen. Auch hier, wie bei der Aufnahme der Megastomabeobachtungen (s. o. 1901) wurde ich von Herrn Büchly aufs beste unterstützt. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle meinen Dank abstatten.

Waren die Beobachtungen an einem Präparate beendet, so wurde häufig noch mit Hilfe des Kreuztisches eine Auszählung aller sporulierten Formen des ganzen Präparates, mit Berücksichtigung der einzelnen Stadien, vorgenommen unter gleichzeitiger numerischer Feststellung der nicht sporulierten, aber anscheinend normal ausgebildeten Cysten. Die so gewonnenen Daten über die Gleichheit oder Ungleichheit des Sporulationsverlaufes konnten für die Systematik verwendet werden. Eine einwandfreie Färbung der Cysten resp. ihrer Kerne ist mir nicht gelungen; die Schwierigkeiten einer solchen Färbung werden ja von allen Forschern gleichmäßig hervorgehoben. Die Fixierung sporulierender Reinkulturen in verschiedenen Stadien, etwa nach der Reagenzglasmethode oder am Boden gewölbter Schälchen hat mir noch keine guten Resultate gegeben; vor allem bilden die harten Cystenmembranen ein großes Hindernis beim Anfertigen sehr dünner Schnitte. Äußere Gründe haben mich vorläufig an der Fortsetzung dieser letzteren Versuche gehindert. Über die Fixierung der coccidienhaltigen Gewebsteile, ihre Färbung und mikrophotographische Aufnahme werde ich im zweiten Teile berichten.

Die, wie gesagt, eine ziemliche Ausdauer verlangende Methode der genauen Verfolgung einzelner Individuen durch alle Stadien hat mir gezeigt, daß ein Teil der aus dem Nebeneinander und Nach-

---

[1]) Die Firma E. Leitz in Wetzlar hatte mir nach meinen Angaben ein Stativ hergestellt, auf dem sehr große Objektträger (50 × 90 und darüber) festgelegt und in zwei auf einander senkrechten Richtungen bewegt werden konnten in einem Umfange bis zu 60 resp. 70 mm nach jeder Richtung. Die Objektplatte war zugleich zur Aufnahme eines Tisches mit Warmwasserheizung eingerichtet.

einander kombinierten Entwicklungsreihe des Coccidium cuniculi richtig von den Autoren aufgestellt worden ist, und dies gilt namentlich von der Sporulationsreihe des Mäusecoccidium, wie sie Schuberg (l. c.) gegeben hat. Wegen der in vieler Beziehung so großen Ähnlichkeit des Mäusecoccidium und des Coccidium cuniculi ist es naheliegend, die genannten Untersuchungen Schuberg's in die Besprechung meiner Ergebnisse hereinzubeziehen. Ich sehe dagegen hier von den mustergiltigen Untersuchungen Schaudinn's (l. c.) über Lithobius- und Talpacoccidien ab, die, wie gesagt, zum Teil ja ebenfalls fortlaufend an der gleichen Cyste gemacht wurden und eine lückenlose Reihe bilden, bei denen aber erhebliche Abweichungen vom Typus des Coccid. cunic. und des Mäusecoccidium vorkommen. Wenn ich hervorhebe, daß die Entwicklungsreihe nur zum Teil richtig dargestellt wurde, so liegt dies, wie erwähnt, daran, daß die Erkennung und Deutung feinerer Details nur dann möglich ist, wenn man lückenlos die ganze Folge der Veränderungen, wie sie von einem zum andern der aufgestellten Bilder führen, beobachten kann. Erwähnen will ich hier nur noch, worauf später näher einzugehen sein wird, daß auch Änderungen im normalen Ablaufe durch abnorme äußere Einflüsse auf diese Weise am ehesten als solche erfaßt werden können, bezw. daß hier die Möglichkeit der Anstellung übersehbarer Experimente gegeben ist. Daß auf dem von mir eingeschlagenen Wege auch die zeitlichen Verhältnisse des Sporulationsverlaufes in sicherer Weise festgestellt werden können, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

b) Die sporulationsfähigen Cysten.

Das Aussehen der normalen, reifen Oocysten ist schon oft eingehend beschrieben worden; wenn ich kurz darauf eingehe, so geschieht dies, um einige nicht unwichtige Details hervorzuheben. Die eiförmigen Cysten sind von sehr wechselnder Größe, und zwar auch in Präparaten, die sicher von der gleichen Art stammen, so daß bei Aufstellung verschiedener Arten die Größe kein sicheres Merkmal bietet.

Es wird von Leuckart (86 T. 1 p. 255 u. 277/278) für Coccidium oviforme (Sitz: Leber und Gallenwege des Kaninchens) die Länge der Cysten auf 33—37 μ, ihre Breite auf 15—20 μ angegeben, der Durchmesser der Körnerkugel mit 17 μ. Dagegen sollen die Cysten von Coccid. perfor. (Sitz: Kaninchendarm) nur 24 μ Länge bei 12—12,8 μ Breite erreichen.

Labbé (99. p. 66) giebt in seiner Systematik für Coccid. ovif. 36—49 μ Länge und 18—28 μ Breite; für Coccid. perfor. 24—36 μ

Länge und 11—13 μ Breite an. — Nach meinen eigenen Erfahrungen schwanken die Maße sowohl bei den der Leber bezw. der Gallenblase entnommenen Cysten, als bei denjenigen, die aus dem Kothe von Kaninchen stammten, von denen die Sektion ein sicheres Fehlen der Lebererkrankung feststellte, um die gleichen großen Beträge. Ich will zur Erläuterung nur die Maße eines Falles von künstlich erzeugter Darminfektion im Auszuge mitteilen.

Prot. B. IX p. 21 ff. 16. Juni 1902 5h 30′ p. m. Künstliche Darminfektion mit sporenhaltigen Coccidien eines coccidienfreien, am 11. Mai 1902 geborenen Cuniculus.

Vom 20. Juni 1902 an reichliche Mengen Coccidien im Kothe, welche, unter günstige Verhältnisse gebracht, bis zum 23. Juni 1902 fast ausnahmslos sporuliert hatten.

Messungen an frischen sowohl als an sporulierten Cysten ausgeführt. Etwa 200 Exemplare gemessen.

Länge von 28 μ—42,5 μ, Breite von 14—28 μ schwankend; Durchmesser der Körnerkugel (Sporont) betrug bei den rein kugeligen Exemplaren 16—25 μ; in vielen Cysten war der Sporont von länglicher Form — bei diesen zeigten die Längsdurchmesser 16—26 μ, die Breiten 11—23 μ. Es wurde weiter an den großen und kleinen Cysten das Verhältnis von Länge zu Breite festgestellt, und zwar wurden Gruppen gebildet von großen, mittleren, kleinen Cysten, um zu erfahren, ob vielleicht eine Konstanz dieses Verhältnisses bei einzelnen Größenklassen vorhanden wäre, obwohl der Augenschein, welcher gedrungene und schlanke Formen bei Großen und Kleinen bot, dagegen sprach.

Gruppe I: Cysten zwischen 38—42,5 μ Länge und 24—28 μ Breite; das Verhältnis von Breite zu Länge schwankte von 1 : 1,5—1 : 1,7.

Gruppe II: 32—37,5 μ Länge, 17—21,2 μ Breite; das Verhältnis von Breite zu Länge schwankte von 1 : 1,6—1 : 1,9.

Gruppe III: 28—31,5 μ Länge, 14—18 μ Breite; das Verhältnis von Breite zu Länge schwankte von 1 : 1,5—1 : 2,0.

Um sicher zu gehen, daß alle diese Formen entwicklungsfähig waren, wurden diese Messungen am gleichen Präparate nach beendeter Sporulation wiederholt, und zwar an 24 Cysten der verschiedensten Größe. Diese Cysten hatten alle normal aussehende Sporocysten mit Sporozoiten, und ihre Maße schwankten von 29—42,5 μ Länge und 16—28 μ Breite. Nebenbei sei bemerkt, daß alle 24 sporulierten Cysten einen Restkörper besaßen (Reliquat cystal), der sich als eine granulierte Kugel von 7,2—13 μ Durchmesser darstellte. Auf diesen Umstand soll später Bezug genommen werden.

Als Nichtfachmann kann ich mich begreiflicherweise nicht auf eine Diskussion über Fragen der zoologischen Systematik einlassen, jedoch erhellt aus vorstehenden Messungen, daß die verschiedenen Größenverhältnisse und die mehr oder weniger gedrungene Form der Cysten kaum für die Unterscheidung von Leber- oder Darmcoccidien angeführt werden können. Denn obige Maße stammen nur von Darmcoccidien. Was aber noch mehr ins Gewicht fällt — und

dies wird sich aus dem Folgenden ergeben — sind einmal der gleiche Ablauf der Sporulation bei Cysten aus der Leber und solchen aus dem Darme, sowohl hiusichtlich der Form als des zeitlichen Verlaufs. Zum andern aber gelingt, wie später gezeigt wird, die Infizierung des Darmes mit Lebercoccidien durch direkte Einführung in das Duodenum. Ich möchte mich also auf die Seite der neueren Autoren stellen, welche eineu Unterschied zwischen Darm- und Leberformen des Coccidium cuniculi nicht anerkennen.

Die Körnerkugel (der Sporont) zeigt an frischen, normalen (Figg. 1 u. 2 Taf. II) Cysten einen grünlichen Schimmer, hervorgebracht durch die Färbung der gröberen Körner. Dies wird von allen Autoren sowohl für Coccidien als für Gregarinen übereinstimmend berichtet. Der helle Kernfleck erscheint dann im zarten, kontrastierenden Purpurton (rosa). Dieses Aussehen ist eiu sicheres Merkzeichen, daß man es mit sehr frischen Cysten zu thun hat, welche gut sporulieren; stammen dagegen die Coccidien von sehr alten Herden — aus der Gallenblase, aus Leberknoten oder aus den Krypten des Coecum und des Processus vermiformis —, so sieht die Körnerkugel grau aus, und eine Sporulation ist dann selten zu erwarten, selbst wenn andere Degenerationserscheinungen — wie sie schon von Rayer (46) beschrieben wurden — nicht vorhanden sind.

Die Cystenmembran zeigt eine doppelte Konturierung, an der Mikropyle ist die stärkere Haut unterbrochen. Daß eine wirkliche Durchbohrung vorliegt, eine echte Mikropyle, ergiebt sich aus den weiter unten geschilderten Experimenten. Die Cyste ist aber außen noch von einer sehr zarten Gallert- oder Schleimhülle umgeben, die vor der Mikropyle gewöhnlich eine größere Dicke, eine Art Kuppe zeigt. Diese Kuppe vor der Mikropyle ist von sehr wechselnder Größe, auch oft von gelblich-bräunlicher Färbung, zumal an sehr jungen oder unreifen Formen (s. Fig. 3). Dem ganzen Aussehen und dem letztgenauuten Vorkommen nach haben wir es wohl hier mit Resten von nicht eingedrungenen Mikrogameten zu thun, die ja nach Siedletzki, Schaudinn u. a. sehr häufig an den Oocysten zusammengeklebt liegen. Ich führe als Beispiel nur des letzteren (00) Figg. 75, 76, 81—84 Taf. XVI an. Dieser Mikrogametenballen ist in die Schleimhülle einbezogen; sie zieht über ihn hinweg und verstreicht nach beiden Seiten, um dann in einer bei den verschiedenen Individuen wechselnden Dicke die ganze Cyste zu umhüllen. Daß diese zarte Membran wirklich vorhanden und nicht durch Lichtbrechung an der Cystenmembran oder durch den Simultankontrast vorgetäuscht ist, kann man leicht konstatieren. Ein Farbzusatz, z. B.

von dünner Safraninlösung zum Präparate, färbt die Cysten momentan diffus rot; von einem Eindringen der Farbe in das Innere kann in so kurzer Zeit überhaupt nicht die Rede sein, abgesehen davon, daß ja der Inhalt der Cysten so hartnäckig den Färbnngen widersteht. Auf dem optischen Querschnitt sieht man deutlich die Farbe in der äußersten zarten Hülle nnd vor allem deutlich in der vor der Mikropyle liegenden Verdickung. Gerade am gefärbten Präparate wurde ich zuerst auf diese äußerste Hülle aufmerksam. Die wechselnde Dicke der Hülle, die vor allem an Cysten aus der Gallenblase die größte Stärke erreicht, läßt mich vermuten, daß sie eine Schleimhülle ist, stammend von dem Schleime der Medien, in denen die reifen Coccidien sich befanden. LEUCKART (86, I 1 p. 259) hat diese Hülle nur an unreifen Formen beobachtet und abgebildet (l. c. p. 256 Fig. 106 a); da er sie an reifen Formen nicht fand, so meinte er, daß die Coccidien eine Häutung durchmachten. Ich habe sie, wie gesagt, auch an reifen und auch schon sporulierten Cysten gefunden; hebt man aber die Cysten längere Zeit in Flüssigkeiten anf, so schwindet sie.

Der Inhalt der Cyste besteht aus einer halbflüssigen Gallertmasse, in der die Körnerkugel suspendiert ist und die eine ganz schwache Tönung hat, wie sie auch auf den Zeichnungen wiedergegeben ist. Daß kein dünnflüssiges Medium die Cyste erfüllt, kann man am sichersten erkennen bei dem weiter unten zu beschreibenden Pyramidenschwund (Sporulationsstadium), der eine deutliche, wenn auch vorübergehende Spnr hinterläßt. Aber man sieht auch an vielen reifen Oocysten, von der Mikropyle ausgehend (Fig. 1), einen trichterförmigen Kanal oder besser Spaltraum — breit an der Kapselöffnung, von da spitz zulaufeud gegen die Körnerkngel, die er aber wohl nie ganz erreicht. Ich bin der Meinnng, daß es sich hier wohl um die Spur handelt, welche der körnige, die Cyste kurz nach der Befruchtung und Schalenbildung vollkommeu erfüllende Inhalt bei der darauf folgenden Kontraktion zurückgelassen hat. Bei Orthospora propria des Triton (Coccid. propr.) hat A. SCHNEIDER (81, Taf. XXII Fig. 3 u. 4) beobachtet, wie dieser sich gleichmäßig von allen Seiten zusammenziehende Inhalt an einem Pole der Cystenwand noch haftet; es zieht sich dadnrch ein Protoplasmakegel aus, der immer dünner wird, schließlich als ein „Faden“ die vollständig rund gewordene centrale Körnermasse an der Cystenhülle aufhängt, und zwar daselbst an einem „Stigma“ (pag. 389 unten und 390 oben l. c.), einem kleinen Knöpfchen, das in das Innere vorspringt. Ob dieses Stigma nicht der optische Ausdruck für eine feinste Mikropyle ist, wäre

noch zu untersuchen; an den Figuren Scheider's 5, 6, 7, 8, 10 (l. c. spätere Stadien) ist es noch zu erkennen, indes das „Filament“ hier nicht mehr sichtbar ist. An unserem Objekte handelt es sich sicher nicht um einen „Faden“, denn wenn bei Einstellung auf eine bestimmte optische Ebene das Gebilde auch nur als eine zarte Linie erscheint, so verschiebt diese sich doch hin und her beim Heben und Senken des Tubns, stellt also einen Spaltraum dar mit aneinander liegenden Wänden, der, wie erwähnt, oben an der Mikropyle am breitesten ist.

R. Pfeiffer (92, p. 7 Z. 10 v. o.) hat den gleichen Streifen an Coccidiencysten gesehen, er beschreibt ihn als „eine feine Leiste, die in der Längsrichtung der Cyste nach dem centralen Protoplasmakörper zu sich erstreckt, ohne jedoch diesen zu erreichen, so daß sie nicht als ein Anhängeband des Centralkörpers gedeutet werden kann“.

Der dünngallertige Zustand des homogenen Inhaltes der Cyste bleibt noch eine Zeitlang nach der exogenen Sporulation bestehen, wie das Persistieren des obigen Spaltraums an Cysten mit ausgebildeten Sporocysten beweist. In diesem Stadium hat ihn auch Leuckart (86, p. 270 u. Fig. 112 d. p. 269) gesehen und abgebildet. Er deutet ihn als Falte oder engen Kanal und führt ihn auch, in gleicher Weise wie ich dies gethan, als eine Stütze für seine Ansicht an, daß der Inhalt der Cyste nicht in einer dünnflüssigen Plasmamasse bestehen könne. Rieck (89) konnte den Befund Leuckart's nicht bestätigen, er schreibt (l. c. p. 61 Z. 3 v. o.): „ebensowenig konnte ich das von Leuckart beobachtete fadenartige Gebilde wahrnehmen, das nach diesem Forscher von der Protoplasmakugel aus nach dem einen Pol der Kapsel gehen und als optischer Ausdruck eines Sporenkanals anzusehen sein soll.“

Daß aber nach vollendeter Sporulation und zumal bei längerem Verweilen der Cysten in einem feuchten Medinm die gallertige Innenmasse sich mehr und mehr verflüssigt, erkennt man einmal an dem Schwinden des beschriebenen Spaltraumes, zum andern aber an der Aufhellung des Inhaltes. Diese Aufhellnng erstreckt sich nicht nnr auf den Inhalt der Oocysten, sondern auch auf den der darin liegenden Sporocysten; vor allem treten dadurch die Restkörper, sowohl der reliqnat cystal als der reliquat sporal, deutlicher hervor.

c) Die Vorgänge bei der Sporulation.

Hat man in einem Flachtropfenpräparate vom Kot oder von der Galle Coccidien mit deutlichem hellen Kerne in der centralen Körner-

kugel durch den Nonius markiert, so kann man 15–20 Stunden nach der Entnahme des Präparates vom Tiere bemerken, daß der Kern undeutlich wird, nach einiger Zeit wieder erscheint, seinen Platz in der Körnerkugel wechselt, bezw. daß an seiner Stelle blasse, bis zur Peripherie der Körnerkugel reichende helle Streifen auftreten. Solche Streifen oder Bänder sind von A. Schneider (92, p. 9 Taf. V Figg. 15 u. 21) bei Coccidium proprium sphericum beschrieben und abgebildet worden; desgleichen ist es Labbé (93) gelungen, die Kerne von Coccidium delagei zu färben und dadurch die der Plasmateilung vorangehenden und diesen Streifen entsprechenden Kernteilungen darzustellen (l. c. p. 271 ff. Taf. XVII Figg. 6—10). Während aber die französischen Forscher an diesen Objekten mit aller Sicherheit nachweisen konnten, daß es sich um eine wiederholte Teilung des Kernes handelt, wobei die Richtungen der von einander abrückenden Tochterkerne sich kreuzen, konnte ich am Coccidium cuniculi keinen sicheren Anhalt für die Deutung der Bilder gewinnen. Sehr häufig habe ich an dem hellen Kernfleck ein Wandern nach der Peripherie beobachtet, das ja nach Schaudinn (00, p. 264 unten und Taf. XVI Fig. 85) ein sicheres Zeichen der beginnenden, die Sporogonie einleitenden Kernteilung ist; oft bemerkte ich auch von dem mehr oder weniger excentrischen blassen Kernfleck einen hellen Streifen bis zur Peripherie der Körnerkugel gehen und konnte an den betreffenden Individuen feststellen, daß bei der folgenden Buckelbildung — der Einleitung zur primären Vierteilung — der eine der hellen Buckel am Ende des hellen Streifens lag. Es ist also eine sehr große Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß diese hellen Streifen einer Kernteilung entsprechen, welche die Abschnürung der Sporoblasten einleitet, aber wie gesagt, eine Erkennung von Details war nicht möglich. Diese Details aufzudecken wird erst vermittelst einer sicheren Färbungsmethode gelingen; für eine Reihe von Sporozoen sind sie ja in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern in aller Deutlichkeit aufgezeigt worden, so vor allem von Schaudinn (1900 und 1902) für das Coccid. schubergi des Tausendfußes und für Cyclospora caryolytica Schaud., den Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfes. Es läßt sich an Hand der Befunde Schaudinn's wohl ein ungefähres Bild von dem Ablaufe gewinnen. Das erwähnte Undeutlichwerden des Kernes, das schon von A. Schneider (81, p. 394/95 und Taf. XXII Figg. 24—31) bei der Sporulation von Cyclospora glomericola beobachtet wurde, und das, wie Bütschli (89, p. 561) mit Recht hervorhebt, nur ein scheinbares sein kann, würde den von Schaudinn (1900, p. 264 unten) ge-

schilderten Kernveränderungen, die der Teilung voransgehen, entsprechen. Die dort erwähnte Anordnung der Chromatinkörnchen in mäandrischen Reihen [1]), die Bildung eines Fadenknäuels, das Schwinden der Lininstruktur und die Kontraktion des Fadenknäuels endlich zu einem dichten Knänel müssen in der mit großen und kleineren Granulationen erfüllten Körnerkugel den Kern undeutlich werden lassen. Die darauf folgende wiederholte Zweiteilung des Kerns — Schaudinn (00, Taf. XVI Figg. 89, 90) —, die zur Bildung von vier Tochterkernen führt, erklärt im Zusammenhange mit den oben erwähnten Beobachtungen Schneider's das Auftreten der Streifen und die schon erwähnte Buckelbildung.

Die Vorgänge bei Cyclospora caryolytica Schaud. (Schaudinn 02, Taf. XIII Figg. 40—42) mögen an dieser Stelle nur angeführt werden als eine Bestätigung der obigen, von Schaudinn früher an Cocc. schubergi gefundenen Details; da hier nur zwei Sporoblasten gebildet werden, fällt die zweite Kernteilung und damit die Bildung der Kreuzfigur fort.

Bemerkenswert sind vor allem auch die zeitlichen Verhältnisse der Sporulation. Es weichen darüber die Angaben der Autoren bei Cocc. cuniculi erheblich von einander ab; die Ursachen für diese Abweichungen sollen später diskutiert werden. Hier sei nur soviel bemerkt, daß unter gleichen und günstigsten Bedingungen etwa 30 Stunden nach Entnahme der Sporozoen aus dem Kote des Rectum eines mit reiner Darmcoccidiose behafteten Tieres oder aus der Gallenblase eines solchen mit Lebercoccidiose die Absetzung der vier Sporoblastenteilkugeln (Buckelbildung) deutlich wird. Es ist also auch hierin kein Unterschied zwischen beiden Arten zu finden. Worauf die so sehr von einander differierenden Angaben der Autoren beruhen, soll später dargelegt werden. Bei Coccidium schubergi dagegen spielt sich nach Schaudinn's Beobachtungen (1900, p. 268) der Prozeß der Sporo-

[1]) Die von Schaudinn a. a. O. gegebene Schilderung der Veränderungen, welche der Kern durchmacht, hevor er zur Teilung schreitet, hat mich besonders interessiert, da ich ganz ähnliche Veränderungen an den Kernen der Spermatocyten von Salamandra maculata beschrieben habe (94). Ebenso wie Schaudinn (l. c. Z. 3 von unten) sah ich, wie „die Chromatinkörner beginnen, sich in mäandrischen Reihen anzuordnen", wenn ich auch bei meinem Objekte keine Verschmelzung in diesem Stadium fand, sondern eine solche nur an den Tochtersternen des Dispirems der heterotypen Formen konstatierte. Altmann (94, Taf. XXXIV) hat ebenfalls solche Darstellungen des aus Körnchenreihen bestehenden „Fadenknäuels" der Autoren gegeben von Zellen des Centralnervensystems; leider ohne nähere Beschreibung.

blastenbildung in vier Stunden ab, von der Kernteilung an gerechnet. Dieser Unterschied der Zeiten macht es begreiflich, daß die der Buckelbildung voraufgehenden Kernveränderungen bei Cocc. cunic. ebenfalls langsam verlaufen, und daß schon 20 Stunden nach Anfertigung des Präparates, also 10 Stunden vor der Buckelbildung, oder wohl noch früher das Schwinden des Kernes etc. (s. oben) zu beobachten ist.

Znr Erhärtung des eben Gesagten setze ich einen Auszug aus verschiedenen Protokollen hierher. Die darin enthaltenen Angaben sollen auch zugleich Daten liefern für die der „Buckelbildung" folgenden Stadien der Sporogonie, welche weiterhin zu besprechen sind.

10. Juni 1902: Flachtropfenpräparate von frischen Kotcoccidien, welche sehr gut aussehen, den grünlichen Schimmer der Granulationen der Körnerkugel sehr lebhaft zeigen, entsprechend auch den kontrastierenden Purpurschein der hellen Kernflecke.

Präp. I. $8^h\ 20'$ a. m. angefertigt.

$4^h\ 10'$ p. m. bis $6^h\ 20'$ Dauer der topographischen Festlegung einiger Formen in Präp. I und II. Charakterisierung neben der laufenden Nummer bemerkt.

(Lauf. Nr.)

Nr. 3. Kern mit deutlichem hellem Streifen nach der Peripherie.

11. Juni $2^h\ 27'$ Beginn der Vierteilung (Buckel).

$4^h\ 50'$ Pyramiden in voller Größe.

Nr. 5. Kern länglich.

11. Juni $2^h\ 22'$ anscheinend unverändert; angelagerter Detritus hindert die Kernbeobachtung.

$4^h\ 53'$ vier gesonderte Kugeln; an ihnen erster Beginn der Pyramidensprossung.

6^h Pyramiden in voller Entfaltung.

$6^h\ 40'$ Pyramiden ganz reduziert.

Präp. II. 10. Juni 4^h p. m. angefertigt.

Nr. 10. Kern nicht sehr deutlich abgegrenzt.

11. Juni $2^h\ 55'$ p. m. 23 Stunden nach Anfertigung des Präp. Kern deutlich zu sehen, aber von ihm aus ein heller Streifen nach der Peripherie der Körnerkugel.

7^h unverändert (Beobachtung unterbrochen).

12. Juni $7^h\ 45'$ a. m. mittelgroße Pyramiden in Rückbildung, der Spitzenfaden sehr deutlich (Zeichnung entworfen).

Nr. 12. Ziemlich kleine Form (Cystenlänge 30 μ, Cystenbreite 21 μ, centrale Körnerkugel 17 μ). Kein deutlicher Kern.

11. Juni $2^h\ 51'$ p. m. an der Peripherie der Körnerkugel eine sehr kleine, scharf begrenzte helle Calotte.

$6^h\ 30'$ vier Buckel.

$8^h\ 10'$ vier stumpfe Pyramiden, wachsend, mit deutlichem Spitzenkörperchen, die Körnermasse ein centrales Viereck bildend.

(Lauf. Nr.)

Nr. 13. Kein Kern zu sehen (große Form: Cystenlänge 41 μ, Cystenbreite 22 μ, centrale Körnerkugel 19 μ Durchmesser).
11. Juni 2h 50' Kern sehr groß.
4h 35' Kern noch immer gleich groß.
6h unverändert.
12. Juni 8h a. m. ausgebildete Pyramiden.
10h 25' vier ovale Sporoblasten mit hellem Pol.

Nr. 20. Zwei kleine blasse Kerne zu sehen.
11. Juni 2h 37' centrischer, sehr großer Fleck.
3h 50' ebenso.
8h 22' ebenso.
12. Juni 10h 30' a. m. wohlgebildete Pyramiden.

Nr. 24. Centrischer Kern.
11. Juni 8h 40' a. m. Kern excentrisch.
1h 40' neben dem excentrischen Kern noch an der Peripherie der Körnerkugel ein kleiner heller Fleck zu sehen.
12. Juni 2h p. m. vier ovale Sporoblasten.

Am Präparate, das am 10. Juni 4h p. m. angefertigt wurde, am 12. Juni von 4h—6h p. m. (also 48—50 Stunden nach der Anfertigung des Präparates und 58 Stunden nachdem der Kot das Rectum verlassen hatte) Auszählung der sporulierten und nicht sporulierten Formen.

Auf einer Fläche von ca. 100 mm² wurden im ganzen 279 Cysten gezählt. Von ihnen zeigten 40 das Bild der Degeneration, 56 sahen anscheinend normal aus, wiesen aber kein Anzeichen noch zu erwartender Sporulation auf, so daß also 96 Formen = 34,4% nicht sporuliert hatten.

Der Rest von 183 Cysten = 65,6% hatte sporuliert. Davon zeigten

156 Cysten	= 85,2%	der sporulierten Formen	normale, ovale Sporoblasten,
6 „	= 3,3%	„ „	noch runde Sporoblasten,
3 „	= 1,6%	„ „	waren im Stadium der Pyramiden,
18 „	= 10,0%	„ „	im Beginn der Sporulation (Buckelbildung).

[An 9 Cysten waren die Restkörper deutlich zu erkennen, doch ist diese geringe Anzahl daraus erklärlich, daß erst später, wenn die Sporoblasten sich zu Sporocysten umgewandelt haben, die Restkörper sich scharf absetzen.]

Diese letztangeführten Zahlen zeigen, daß bei weitem die größte Mehrzahl der Cysten unter annähernd genau gleichen Verhältnissen auch in gleichen Zeiten gleiche Stadien der Sporulation durchmacht; das gleiche gilt für Lebercoccidien aus sehr frischen Herden.

War ich, wie erwähnt, bei den ersten Stadien der Sporulation für die Gewinnung eines ungefähren Bildes vornehmlich auf die Vergleichung der Befunde anderer Autoren an günstigeren Objekten angewiesen, so ließen sich die weiteren Abschnitte um so deutlicher an unserem Objekte durch direkte Beobachtung erhalten. Ich schildere sie nach dem

Protokolle vom 10.—14. Juni 1902, bemerke aber dazu, daß dieses eben nur ein aus vielen herausgegriffenes ist; in Bezug auf die beobachteten Formen und Formveränderungen zeigen sie eine bis ins Kleinste gehende Übereinstimmung. Der Grund, warum ich gerade dieses Protokoll wähle, ist dadurch gegeben, daß an diesem Tage die Vorgänge in kurzen Intervallen von der geschickten Hand des Herrn Büchly in Zeichnungen fixiert wurden. War die „Ballung“ oder „Buckelbildung“ einmal soweit vorgeschritten, daß deutlich helle Calotten von Kugeln kleineren Durchmessers sich auf der Peripherie der großen Körnerkugel abhoben, so war stets zu erkennen, daß in ihnen ein runder, blasser, anscheinend fein granulierter Kern nahe der Oberfläche lag. Dieses Stadium tritt 30—34 Stunden nach Entleerung des Kotes auf (hier am 11. Juni 1^h 40′ p. m.). Die Buckel treten immer höher hervor, so daß nach 25—30 Minuten das ganze Gebilde einem aus vier gegen einander gepreßten Kugeln gebildeten Körper gleicht. Im Innern setzen sich in hellen Linien die Kugelkonturen ab, durch die gegenseitige Abplattung aber geradlinige Grenzen bildend. Hierbei bleiben die größeren Körner noch in der Mitte, eine vierseitige, grob granulierte Masse darstellend (s. Fig. 4). Um 2^h 28′, also nach ca. 40 Minuten, sind die Kugeln deutlich von einander abgesetzt, ohne gegenseitige Deformierung fast ganz getrennt gelagert, gröbere Körner auf ihnen sichtbar, in jeder Kugel ein deutlicher Kern (primäre Vierteilung). Ob die gröberen Körner von einer Verteilung der mittleren Granulamasse auf die einzelnen Kugeln stammen, oder ob die dieser angehörenden gröberen Körner sich nur zum „Restkörper“ (reliquat cystal) formieren, ist nicht zu entscheiden; eine sichere Trennung der gröberen Körner von den Teilkugeln unter Bildung eines „Restkörpers“ ist erst in einem späteren Stadium zu konstatieren. Sehr bald (2^h 50′) sind die Kerne in den Teilkugeln undentlicher geworden, letztere schieben sich wieder mehr über einander. Nach einiger Zeit tritt an der Peripherie jeder Kugel — auf der von dem ideellen Gesamtmittelpunkte aller vier Kugeln abgewandten Seite — ein helles Polfeld auf. Im Verlauf einer weiteren Viertelstunde beginnt aus jedem hellen Polfeld ein kleiner Höcker (Fig. 6) herauszuwachsen, der bald (in 12—15 Minuten) sich zu einer Pyramide zuspitzt (Fig. 7). Die Zuspitzung wird hervorgebracht durch Herausdrängen eines kleinen, stark lichtbrechenden Körperchens (Körnchens), das von nun an bis zur größten Ausbildung der Pyramiden an ihrer Spitze bleibt. Mit dem Auftreten dieses Spitzenkörperchens wird an den Pyramiden eine feinste Streifung bemerklich, die, von der Spitze gegen die Basis

divergierend, eine zarte Halbspindel bildet (Figg. 7—9). Die Pyramiden sind hell, doch nur oben ganz homogen, nach unten wie von unendlich feiner Körnung getrübt; ihre Basen sitzen auf den größeren Granulationen der Kugelkörper. Der starke Druck, unter dem diese Pyramiden hervorgetrieben werden, dokumentiert sich innerhalb der von einer relativ starren Hülle umgebenen Cyste durch ein Aneinanderpressen der vier Teilkugeln mit ihren granulierten, den Pyramiden abgewendeten Partien. Da diese schon vorher etwas auseinander geschoben waren, bildet sich wieder eine Art unregelmäßig vierseitiger, körniger Centralkörper. Wohl sind die Trennungslinien der vier Teilungskugeln bei aufmerksamer Beobachtung deutlich zu erkennen, aber eine flüchtige Betrachtung, ohne Kenntnis des Entstehungsmodus kann hier wohl zu der Ansicht führen, daß eine ungeteilte Centralmasse vorliegt, aus der die vier hellen Pyramiden hervorragen. Daher ist es erklärlich, daß R. Pfeiffer (l. c. p. 8 unten und 9 oben), der die Pyramiden gesehen und auf seinen Photogrammen (Taf. I—IV l. c) abgebildet hat, dieselben als einen die Vierteilung einleitenden Vorgang schildert. Es wird weiter unten darauf zurückzukommen sein. Etwa $^3/_4$ Stunden nach dem Beginn der Pyramidenbildung (Präp. I $3^h\ 4'—4^h\ 17'$, Präp. II $5^h\ 55'—6^h\ 40'$) sind die Pyramiden schon sehr groß, die Abplattung des Kugelrestes ist so stark geworden, daß er eine grob granulierte breite Basis der Pyramide bildet (Fig. 8).

Die Messung einer Pyramide ergab zu dieser Zeit eine Höhe von 14 μ und eine Basislänge von 15,5 μ. Nach weiteren 15 Minuten war an einem Präparate die Basis 16 μ, die Höhe 18 μ; 10 Minuten später die Basis 19 μ, die Höhe 20 μ. An einem anderen Präparate waren die Maße in den entsprechenden Stadien Höhe 17 μ, dann 21 μ, Basis 18 μ, dann 20 μ. Während des raschen Wachstums werden die oberen Partien der Pyramiden immer heller, so daß sich das dunkle Spitzenkörperchen immer deutlicher abhebt. Die letzten der oben angegebenen Maße stellen die größten erreichten Dimensionen dar; auf dieser Entwicklungshöhe verweilen die Pyramiden eine Zeitlang und durchsetzen zu dieser Zeit die Cyste fast in ihrer ganzen Länge, wenn die Achsen zweier gegenüberstehender Pyramiden etwa in der Längsachse der Cyste liegen. Oft liegen auch je zwei Paare so, doch sind die Abweichungen gegen den kurzen Durchmesser zahlreich und die Höhen nicht immer so groß; der Druck bedingt dann relativ zur Höhe viel breitere Basen, während im ersteren Falle (s. obige Maße) Basis und Höhe annähernd gleich sind. Wie erwähnt, bleibt eine Zeitlang die erreichte Entwicklung

bestehen — Fig. 9 (7^h 36′ p. m.) ist 12—45 Minuten nach Erreichung der vollen Höhe entworfen —, aber dann werden die Spitzen der Pyramiden dunkler, mehr granuliert, die Streifung wird undeutlich — Fig. 10 7^h 36′—7^h 50′ gefertigt — und plötzlich biegt sich die Spitze der Pyramide scheinbar um unter excessiver Verdünnung. Das Spitzenkörperchen hängt gleichsam nur noch an einem Faden. Der Faden wird immer länger (Fig. 11), d. h. das Spitzenkörperchen bleibt an seinem Platze liegen in der Gallertmasse, die Pyramide zieht sieht rasch zurück; 18—20 Minuten nach Beginn des Vorganges ist die Pyramide ganz klein geworden, und durch einen gekrümmten, manchmal etwas geschlängelten, auch wohl doppelten Faden mit dem abgelösten Spitzenkörperchen verbunden (Fig. 12). Die Raschheit, mit der sich der Vorgang abspielt, läßt beim erstmaligen Beobachten den eben geschilderten Eindruck entstehen. Ist man aber einmal darauf vorbereitet, so zeigt die genauere Beobachtung, daß der „Faden“ bei Hebung und Senkung des Tubus sich hin- und herbewegt und dabei leichte Formveränderungen zeigt. Er ist also nichts anderes als ein Spalt in der gallertartigen Innenmasse, der beim Rückgang der Pyramide eine Zeitlang bestehen bleibt. Das Spitzenkörperchen hat sich also von der Pyramide gänzlich gelöst, ist ausgestoßen worden. Mit der Ausstoßung des Spitzenkörperchens resp. mit dem Rückgang der Pyramiden wird wohl etwas Flüssigkeit mit entleert, die den Spalt füllt. Damit erklärt es sich wohl, daß der scheinbare „Faden“ nach und nach in kurzer Zeit verschwindet, indes der früher erwähnte, hier und da an den Cysten zu bemerkende und von der Mikropyle ausgehende Spalt soviel länger sich zeigt. Ein eigentlicher Hohlraum ist natürlich auch hier nicht vorhanden. Mit dem Schwinden der Pyramidenspur löst sich aber auch das ausgestoßene Körperchen, es verliert sein starkes Lichtbrechungsvermögen, wird blaß, und bald deutet nur eine matte, immer schwächer werdende Spur den Ort an, wo es lag. Hand in Hand geht damit ein immer weiteres Zurücksinken der Pyramiden, also auch ein Nachlassen des starken Gegendruckes, der die vier Teilungskugeln deformierte; sie nehmen nach und nach wieder die Kugelform an (Fig. 13). Bei Erreichung derselben ist der „Fadenspalt“ noch bis zu dem hellen Polfeld zu verfolgen, das von den Pyramiden übrig blieb; auf diesem Polfeld sieht man ihn endigen, bezw. bei Hebung und Senkung des Tubus sieht man eine unregelmäßig konturierte Linie gegen dieses Polfeld hinlaufen. Sehr bald aber haben sich die Wände der Pyramidenspur in der Gallertmasse wieder ganz vereinigt und nach etwa zwei Stunden, vom ersten Auftreten der Pyramiden an gerechnet,

sind die Fäden und die abgelösten Spitzenkörperchen verschwunden, und die vier runden Sporoblasten, jeder mit einem blassen Kern in der granulierten Kugel, sind allein noch zu sehen (etwa wie Fig. 5 vor der Pyramidenbildung). Nach und nach nehmen die Sporoblasten Eiform an; etwa 9—10 Stunden nach dem Verschwinden der Pyramiden haben sie die Gestalt der Fig. 14 erlangt. Die lange Achse des Ellipsoids mißt 7 μ, die kurze 4,5—5 μ; zwei polständige „Kerne" von je 3,5—4 μ Durchmesser sind zu erkennen. Bald aber spitzt sich der eine Pol zu, und es bildet sich eine Membran, die am zugespitzten Pole eine sehr kleine Abplattung mit Mikropyle trägt, das Stieda'sche Körperchen der Autoren. Ehe ich aber auf die weitere Entwicklung näher eingehe, will ich meine Befunde mit denjenigen anderer Untersucher vergleichen, soweit es sich um die eben geschilderten Stadien der exogenen Sporulation handelt. Aimé Schneider (81, p. 389 ff. Taf. XXII Figg. 5—10) hat bei Orthospora propria = Coccidium proprium Tritonis die Buckelbildung (Ballung) mit Hervorsprossung der vier Sporoblasten („bourgeonnement") und die folgende Zuspitzung des oberen Endes, die zu einer pyramidenähnlichen Form führt, beschrieben und abgebildet; doch verlaufen die Vorgänge anscheinend etwas anders als an unserem Objekte, auch sind sie nicht im einzelnen genauer geschildert; das gleiche gilt von denen bei Coccidium sphericum (92, p. 9 Taf. V Figg. 19 u. 20), und bei Cyclospora glomericua (l. c. p. 392 ff. Figg. 19—38), wo nur zwei Sporoblasten gebildet werden.

Bei Coccidium cuniculi resp. am Mänsecoccidium ist das Anfangsstadium der „Ballung" (Buckelbildung) von R. Pfeiffer (92, p. 8) als Einleitung zur primären Vierteilung beschrieben worden, desgleichen von Schuberg (97, p. 373 Taf. IX Fig. 4) beim Mänsecoccidium. Schaudinn erwähnt mit Recht, daß es Schuberg's Verdienst ist, die Gleichzeitigkeit (l. c. Z. 13 v. ob.) der Bildung der vier Teilkugeln hervorgehoben zu haben, doch hat auch R. Pfeiffer (l. c.) den Vorgang an Coccidium cuniculi schon vor Schuberg sehr treffend, wenn auch kurz geschildert. Ebenfalls zählt schon Leuckart (86, T. 1 p. 267 unten und Anmerkung **) „in allen Fällen vier Teilstücke und vier Psorospermien — nie mehr und nie weniger, obwohl manche Beobachter deren nur zwei oder drei angeben". Im Text (l. c. p. 267 Z. 3 v. u.) läßt er es zweifelhaft, „ob eine Zweiteilung vorangeht, oder die vier Ballen gleich von vornherein vorhanden sind". Auf Abbildung a Fig. 111 p. 268 giebt er aber eine Zweiteilung. Rieck (89) erwähnt p. 56, daß er ebenfalls nur die direkte Vierteilung gesehen habe, niemals eine Zweiteilung, doch

stellt er eine solche nicht in Abrede. (Daß er Leuckart die Beschreibung der Zweiteilung zuschreibt (l. c. p. 56 Z. 13 v. u.), ist wohl ein Versehen, und Stieda gemeint.)

Stieda (65, p. 134 und p. 135 unten, Taf. III Fig. 6a), Balbiani (84, p. 104 Fig. 27g) und L. Pfeiffer (88, p. 365 Figg. 1d u. e; 91, p. 54 und Fig. 16c auf p. 52) treten dagegen für eine primäre Zweiteilung ein, die an jeder Teilkugel sich wiederhole und so zur Bildung von vier Kugeln führe. L. Pfeiffer (88, p. 365 Z. 11 v. u.) beschreibt sogar ein anfängliches Zweibuckelstadium: „Diese Kugel (d. i. der granulierte kugelige Innenkörper der Cyste) zerfällt unter Ausstülpung von zwei bis vier körnchenfreien Fortsätzen (Fig. 1d) vollständig zu zwei, später vier Tochterkugeln.“ Diese Angaben scheinen mir nun keineswegs auf Täuschungen so ausgezeichneter Beobachter zu beruhen, wie manche Autoren annehmen. Ich werde weiter unten zeigen, daß sich solche Zweiteilungen oder Dreiteilungen (vgl. d. cit. Anmerkung Leuckart's) experimentell erzeugen lassen durch Aufbewahrung der Cysten in einer CO_2-Atmosphäre, also unter Verhältnissen, wie sie für die Cysten in der Leber annähernd gegeben sind.

Was nun die Hervorsprossung der Pyramiden anbetrifft, so sind, wie oben erwähnt, von A. Schneider ähnliche Gebilde beobachtet worden, auch L. Pfeiffer (91, p. 54 Z. 20 v. u.) hat sie gesehen: „Zuweilen erscheint dieses Stadium (der Vierteilung) als ein vierspitziger Kern, an rhombische Krystalle erinnernd. Besonders schön bei der Coccidie der Taube.“ R. Pfeiffer (92, p. 8 u. Taf. I—IV) und Schuberg (97, p. 374 u. 378 ff.; Taf. IX Figg. 8 u. 9) haben, der erstere an unserem Objekte, der letztere beim Mäusecoccidium, die Pyramiden gesehen und abgebildet. Pfeiffer giebt nur eine kurze Beschreibung, nach der aber die Pyramiden sich vor der primären Teilung in vier Kugeln bilden sollen, gleich nach der Buckelsprossung. Er beschreibt (l. c. p. 8) den ganzen Sporulationsvorgang in folgender Weise: „Die centrale Plasmakugel beginnt sich zu ballen und sendet vier flache Hervorragungen aus. Nun kommt ein Zustand, wo das ganze Gebilde gleichsam krystallisiert, wo vier mit der Basis zusammenhängende, geradlinig begrenzte Pyramiden anschießen, die aus einem feingranulierten, basalen Teil und einer wasserhellen Spitze bestehen. Diese Pyramiden trennen sich nun unter Zurücklassung eines kleinen, ziemlich schwer sichtbaren Restkörpers und ziehen sich zu vier sekundären Plasmakugeln zusammen. Diese Teilkugeln haben zunächst ein feingranuliertes Aussehen und lassen deutlich einen vakuolenartigen Kern erkennen.“ Auf den hervorragend schönen

Photogrammen Pfeiffer's (Fig. III, IV, VII) sind diese Pyramiden gut zu sehen, auf Fig. IV auch das von mir beschriebene dunkle Spitzenkörperchen, dessen Pfeiffer aber keine Erwähnung thut. Jedoch gerade an diesen Bildern ist gut zu erkennen, daß die Pyramiden nicht aus einer zusammenhängenden Masse hervorschießen, nicht mit ihren Basen zusammenhängen, sondern vier getrennte Gebilde darstellen mit teilweiser Überschneidung, die sich gegenseitig abplatten. Schuberg's Darstellung dagegen, wenigstens soweit dieser Autor die einzelnen Stadien verfolgen konnte, entspricht ganz meiner Schilderung; nach ihm werden beim Mäusecoccidium vier Teilkugeln (Sporoblasten) gebildet, die sich erst sekundär zu spitz-eiförmigen Gebilden umformen, indem das eine Ende sich in die Länge zieht. „An der Spitze (p. 374) sind die Körnchen, welche sonst noch das Innere der Sporoblasten erfüllen, nicht vorhanden, es bildet sich vielmehr hier eine etwa dreieckige helle Zone. An der äußersten Spitze bemerkt man denn bald ein glänzendes Körnchen (Fig. 10)."

Das nächste Stadium, das Schuberg (l. c. p. 374 u. Anmerkung 1) zu beschreiben vermag, bildet bereits den Abschluß der Sporenentwicklung, nämlich das der vier reifen Sporocysten mit je zwei Sporozoiten und einem Restkörper; an einem Pole der Sporocystenmembran sah er ein plattes, glänzendes Gebilde, das sog. Stieda'sche Körperchen. Da Schuberg, wie eben erwähnt, die Zwischenstadien von den Pyramiden bis zur ausgebildeten Sporocyste nicht verfolgen konnte, so ist es begreiflich, daß er das sog. Stieda'sche Körperchen der Sporocysten mit den Spitzenkörperchen der Pyramiden identifizierte (l. c. p. 375 oben), bezw. es aus letzteren entstehen ließ. Ich will hier noch kurz bemerken, daß Jackson Clarke (95. 1), der die exogene Sporulation des gleichen Objektes wie Schuberg beobachtete, ziemlich getreue Zeichnungen (l. c. Taf. 30) des primären Vierkugelstadiums (Fig. 2) und des Vierkugelstadiums nach der Pyramidenretraktion (Fig. 3) giebt, aber annimmt (l. c. p. 278), daß sie annähernd gleiche Stadien darstellen; das nächste Stadium (Fig. 4), die ovalen Sporoblasten, legt er zwei Tage später als Fig. 3. Abgesehen von den feineren Details der rasch verlaufenden Übergangsstadien hat er auch nicht die doch ziemlich lange persistierenden Pyramiden, die Schuberg beschreibt, gesehen. Er hat seine Beobachtungen angestellt an coccidienhaltigem Mäusekot, der in einer Petri-Schale auf feuchtem Fließpapier aufbewahrt wurde, und von Zeit zu Zeit Probepräparate untersucht. Wie ich eingangs erwähnte, kann diese Art der Beobachtung nur zufällig zu richtiger Einreihung der einzelnen Stadien führen. Daß bei Aufbewahrung von coccidienhaltigem

Kot etc. in Schichten von nennenswerter Dicke die einzelnen Formen eben zu sehr verschiedener Zeit sporulieren, darauf soll weiter eingegangen werden. Daß Schuberg nicht ohne kritische Würdigung der Befunde anderer Autoren das zugespitzte Stadium — mit seinem Spitzenkörperchen — als den Bildungsprozeß des sog. Stieda'schen Körperchens anffaßt (l. c. p. 379), ist bei einem so ausgezeichneten Forscher selbstverständlich, und er erwähnt daher einmal die Befunde von Schneider (79, p. 394) bei Cyclospora glomericola und ihre Deutung durch Schneider sowohl als Bütschli (89, T. I p. 561), sowie auch die Beobachtungen von Labbé (96, p. 602 ff.) über anderweitiges Vorkommen solcher Schneider'scher Körperchen. (Ich will diesen von Schuberg vorgeschlagenen Namen beibehalten.) Wenn Schuberg sich hier den Bedenken Labbé's, diese Körperchen mit den „Richtungskörperchen" der Metazoeneier unbedingt zu identifizieren, anschließt, so ist dem nur beizustimmen, andererseits aber kann ich mit Bestimmtheit behaupten, daß die Spitzenkörperchen der Pyramiden auch nichts mit der Bildung der sog. Stieda'schen Körperchen zu thun haben, wie schon daraus hervorgeht, daß sie eben ausgestoßen werden und verschwinden, sowie daß nach ihrer Ausstoßung die Sporoblasten wieder die Kugelform annehmen. Aus ihr nun gehen sie erst in die ovale Form über, um sich jetzt zu Sporocysten umzuwandeln, unter Bildung einer Membran, an welcher dann das sog. Stieda'sche Körperchen erscheint. Im folgenden werden diese Vorgänge eingehend geschildert werden, und es wird sich dann auch Aufschluß über die Natur des Stieda'schen Körperchens gewinnen lassen. Daß die Spitzenkörperchen aber den Schneider'schen Körperchen an die Seite zu stellen sind, ist wohl schon aus ihrem oben geschilderten Auftreten und ihrer Ausstoßung wahrscheinlich.

Was mich selbst bestimmt, die ausgestoßenen Schneider'schen Körperchen mit den „Richtungskörperchen" der Metazoeneier nicht ohne weiteres zu identifizieren, ist einmal der Umstand, den Labbé erwähnt (l. c. p. 603), nämlich daß sie bei der gleichen Art (Diplospora, schmarotzend in Sperlingsvögeln) inkonstant in ihrem Vorkommen sind, und daß sie bei Cyclospora glomericola (Schneider 81, p. 394/95 Taf. XXII Figg. 24—31) vor der Pyramidenbildung, die ja hier in sehr deutlicher Weise hervortritt und auch, wie Schneider selbst betont (l. c. p. 396 oben) zu einer gegenseitigen Verlagerung der Sporoblasten führt, erscheinen. Dabei ist zu beachten, daß Schneider den Zusammenhang der Ausstoßung der Körperchen mit der Wanderung und Veränderung des Kerns besonders hervorhebt. Zum andern aber ist doch hervorzuheben, daß die Bildung und die Ausstoßung der Richtungs-

körperchen einen Reifungsprozeß des Metazoeneies darstellen, welchem die Befruchtung folgt, und der gleichsam verhindern soll, daß durch die Kopulation des Ei- und Samenkerns eine übermäßige Chromatinmasse im einen Kern gebracht werde. Die Kopulation des Mikro- und Makrogametenkerns hat aber, wie aus den neueren Arbeiten von Schaudinn, Simond, Siedletzki hervorgeht, schon vor der Bildung der Oocyste stattgefunden, die ja darnach oft lange in diesem Zustande verharren muß, ehe günstige äußere Verhältnisse die Sporulation erlauben. Allzu viel Gewicht wäre dagegen auf diesen Umstand nicht zu legen. Denn einmal sind Abweichungen im zeitlichen Ablauf der Vorgänge auch bei den Metazoeneiern vorhanden, indem bei den Vertebrateneiern die zweite Reduktionsteilung erst nach dem Eindringen des Spermatozoons geschieht — allerdings aber die Kopulation der Kerne doch erst nach Ausstoßung des zweiten Polkörperchens — zum andern aber ist es begreiflich, daß die Vorgänge bei der Sporulation einzelliger Protozoen sehr wohl sich anders gestalten mögen, als bei einem Ei. Das, was als Sporulation sich vor unseren Augen an der reifen, befruchteten Oocyste nach der Kopulation abspielt, ist eher mit den Furchungserscheinungen am befruchteten Metazoenei zu vergleichen, als mit dessen Reifungsprozeß. Schon Labbé (93, p. 273 Fußnote) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Name „Knospung", der von früheren Autoren für den Prozeß der Sporenbildung gebraucht wurde, nicht genau und durch „Segmentation" zu ersetzen ist. Daß aber an und für sich der Prozeß der Reduktionsteilung der hier betrachteten Klasse Sporozoa nicht fremd ist, das hat z. B. Labbé (96) an Gregarinen (Klossia) nachgewiesen, ebenso Wolters (91) u. a. Ferner ist aber zu bedenken, daß der Furchungsprozeß der Vierteilung etc. zur Bildung von vier Sporoblasten resp. Sporocysten führt, deren jede zwei Sporozoiten beherbergt, welche Keime darstellen, von denen jeder, auf günstigen Nährboden (Epithelzelle) gebracht, sich zu einem neuen Coccidium entwickelt. Ich bin daher der Meinung, daß die von Bütschli (l. c.) gegebene Anregung, nämlich in den bei Cyclospora beobachteten ausgestoßenen Körperchen etwas den „Richtungskörperchen" ähnliches zu sehen, höchst beachtenswert ist, zumal mir es an unserem Objekte mit dem Nachweise ihrer Ausstoßung auch gelungen ist, darzuthun, daß diese Ausstoßung unter Spindelbildung vor sich geht. Freilich fehlt noch der Nachweis, daß das Spitzenkörperchen vom Chromatin des Kernes stammt. —

Wie schon erwähnt (s. p. 30) sind mit der Reduktion der Pyramiden die vier runden Sporoblasten fertig; mittelfein granulierte

Kugeln, jede mit einem blassen Kern; zwischen ihnen liegt der grob granulierte Restkörper. Diese kleine, aus glänzenden Körnchen gebildete Kugel (reliquat cystal) ist, wie früher schon erwähnt, immer vorhanden; schon R. Pfeiffer (l. c. 8 und Photogramm VIII Taf. IV) hat auf sein Vorkommen hingewiesen. Da aber von anderer Seite, z. B. von Labbé (96 u. 99) seine Existenz in Zweifel gezogen wurde, so habe ich mich bemüht, zu ergründen, warum er anderen Autoren entgangen ist. Es liegt dies einfach daran, daß er zwischen den Sporoblasten versteckt liegt; bringt man aber an einem Präparate im Kompressorium durch Klopfen mit dem Bleistift oder einer Präpariernadel die beobachteten Cysten zu langsamer Rotation, so kann man das Vorhandensein des Restkörpers bei aufmerksamer Beobachtung stets konstatieren.

Noch leichter gelingt dies, wenn sich die Sporoblasten schon zu Sporocysten umgebildet haben. So wurde bei Gelegenheit der Messung von 24 sporulierten Cysten konstatiert, daß alle 24 einen Restkörper enthielten; die Durchmesser dieser Restkörperkugeln schwankten von 7,2—11 μ. Die Maße der Cysten schwankten von 31—42 μ Länge und 17—28 μ Breite; die größeren Restkörper waren fast durchgängig auch in den größeren Cysten und umgekehrt. Daß der Ausbildung der ovalen Sporoblasten resp. Sporocysten ein Stadium runder, einkerniger Kugelformen vorangeht, ist von den Autoren, abgesehen von anderen Formen, auch an unserem Objekte übereinstimmend angegeben worden. Vgl. Stieda (l. c. Taf. III Fig. 6b), Balbiani (l. c. p. 104 Fig. 27h), R. Pfeiffer (l. c. Taf. II Fig. 4, Taf. IV Fig. 8).

Die Umbildung der runden einkernigen Sporoblasten zu ovalen zweikernigen vollzieht sich in etwa 8—10 Stunden. Die „Kerne" sind blaß und scheinen äußerst fein granuliert, fast homogen; die gröberen Körner ballen sich zum Sporocysten-Restkörper (reliquat sporal) zusammen. Die Länge der ovalen Sporoblasten beträgt 14—18 μ, ihre Breite 6—8 μ (Fig. 14). Dieses Stadium ist bei R. Pfeiffer (l. c. Taf. III) ebenfalls sehr gut zu erkennen.

Daß die beiden hellen Felder an den Polen der Sporoblasten-Ellipsoide wirklich Kerne darstellen, aus denen die Sporozoiten sich entwickeln, der Restkörper aber aus den gröberen Körnern, ist für Coccid. cunic. von den Autoren ohne weiteres angenommen worden, und ist auch nach meinen Präparaten sehr wahrscheinlich; ebenso ist dies die Annahme, daß diese beiden Kerne sich durch Teilung aus dem einfachen Kerne der runden Sporoblasten gebildet haben. Daher das früher erwähnte Undeutlichwerden der einfachen Kerne, für das die gleichen Betrachtungen gelten, die für das Verschwinden

des Sporontenkernes vor der primären Vierteilung angestellt wurden. Einen sicheren Beweis kann ich dafür nicht erbringen. Dagegen ist es Schaudinn gelungen, an einem weit günstigeren Objekte die Vorgänge auf das genaueste zu verfolgen (00, p. 269 ff. Taf. XVI Figg. 99—106); günstiger deshalb, weil einmal beim Coccidium Schnbergi des Tausendfußes sich die gesamte Sporoblastenbildung in vier Stunden abspielt (l. c. p. 268), zum andern, weil hier, ganz abweichend vom Coccid. cunic., die echte Sporulation sich auch innerhalb des Wirtes (l. c. p. 263), eines poikilothermen Tieres, vollzieht. Dieser Umstand ermöglichte es Schaudinn, eine einwandfreie Fixierung und Färbung der einzelnen Stadien zu erhalten. Bei Coccid. cunic. kommt eine intraintestinale Spornlation nicht vor, aus Gründen, die später näher erörtert werden sollen.

Die Ergebnisse von Schaudinn's Untersuchungen weichen nun aber erheblich von denen der bisherigen Untersncher ab. Auch in seinen Figuren (vgl. l. c. Taf. XVI Figg. 77, 78, 99a u. 99, 103 bis 105) sieht man zwei helle, an den Polen der Sporoblasten gelagerte Kugeln, aber sie sind bei der Bildung der Sporoblasten hervorgegangen aus dem Zusammenfließen kleiner heller Tröpfchen, der „plastischen Granula". Diese Kugeln von gallertiger, stark quellbarer Beschaffenheit wachsen sich daher keineswegs zu den Sporozoiten aus, sondern sie verschmelzen zu einem erst bisquitförmigen, dann ovalen Gebilde, dem Restkörper (reliquat sporal. s. Figg. 106 u. 107). Der granulierte Kern liegt zwischen ihnen; er teilt sich in zwei Tochterkerne, die nun allerdings nach den Polen. distal von den blassen Kugeln rücken, und sich zu den Sporozoiten (Sichelkeimen) auswachsen. Ganz ähnlich spielen sich nach Schaudinn (02) die Vorgänge bei dem Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs, bei Cyclospora caryolytica Schaud. ab; auch hier liegt in den ellipsoiden Sporoblasten der relativ kleine Kern im Centrum, die hellen, aus gröberen Tropfen (l. c. Taf. XIII Figg. 41 u. 42) gebildeten Kugeln an den Polen (Fig. 43); auch hier treten diese zu dem Restkörper zusammen, der dann die centrale Lage einnimmt; distal von ihm stehen die beiden durch Teilung entstandenen Tochterkerne. An dem letztgenannten Objekte, wo die Sporogonie sich in 3—4 Tagen abspielt (l. c. p. 402) und keine intraintestinale Sporulation vorkommt, hat Schaudinn die Vorgänge am ungefärbten Objekte in der feuchten Kammer zu verfolgen vermocht.

Diese in allen Details festgelegten Beobachtungen zeigen, daß man mit der Deutung der blassen, polständigen Kugeln als „Kerne"

vorsichtig sein muß. Daß diese Deutung für die blassen Bläschen in den dem Pyramidenstadium folgenden Kugeln (wie Fig. 5 v. 13. Mai 1902) zutrifft, ist wohl sicher, aber ob die hellen, polständigen Kugeln (Fig. 14 v. 4. April 1902) der ovalen Sporoblasten aus ihnen durch Teilung hervorgegangen sind, oder ob sie den Restkörperkugeln SCHAUDINN's entsprechen, konnte ich noch nicht entscheiden. In dem gleich zu beschreibenden Stadium der Umbildung der Sporoblasten zu Sporocysten sah ich ganz kurz vor der Abscheidung der Membran diese hellen Flecken nur mehr undeutlich, erst nachher war wieder eine Sonderung der Inhaltsbestandteile möglich (Fig. 15). Bilder, welche sehr an die von SCHAUDINN (s. o.) geschilderten Vorgänge der Kernteilung etc. erinnerten, habe ich häufig an Flachtropfenpräparaten gesehen, da ich aber bisher zu einer sicheren Deutung nicht gelangen konnte, so muß ich diese Stadien einstweilen, als einer erneuten Untersuchung bedürftig, übergehen.

Etwas genaueren Aufschluß gelang es mir über die Entwicklung der Sporocystenmembran und über das STIEDA'sche Körperchen zu erlangen. Nachdem die Sporoblasten die oben beschriebene Ellipsoidform erlangt haben, beginnt eine Zuspitzung, vornehmlich des einen Endes, sich bemerkbar zu machen, unter gleichzeitigem Auftreten einer scharfen äußeren Kontur (Membranbildung). Der körnige Inhalt weicht von diesem spitzeren Ende etwas zurück, und an der Spitze des jetzt durchsichtigeren Teiles erscheint ein dunkleres Gebilde, das dieses Ende gleichsam ein wenig quer abstutzt (Fig. 16). Es ist das STIEDA'sche Körperchen. Man hat den Eindruck, daß hier die Hülle etwas verdickt sei. Allerdings ist das Aussehen an verschiedenen Cysten verschieden, bald ist die Verdickung größer, bald kleiner. So stark verdickte Spitzen aber wie sie BALBIANI (84, p. 104 Fig. 27 m u. n) abbildet, habe ich nicht gesehen, ebensowenig eine gleich starke Zuspitzung, wie sie daselbst gezeichnet ist. Die Beschreibung STIEDA's (65, p. 134) von einer leichten „knopfförmigen Verdickung" scheint mir zutreffender. Auch ist, abweichend von der Darstellung BALBIANI's, deutlich zu sehen, daß nur ein Pol zugespitzt, der andere von abgerundeter Form ist.

Über die Natur dieses nach seinem Entdecker als STIEDA'sches bezeichneten Körperchens sind die Meinungen der Autoren geteilt.

SCHUBERG (l. c. p. 375), der, wie früher erwähnt, die Zwischenstadien zwischen den Pyramiden mit ihren Spitzenkörperchen und den ausgebildeten Sporocysten beim Mäusecoccidium nicht erlangen konnte, identifiziert die Spitzenkörperchen (SCHNEIDER'schen Körperchen) mit den STIEDA'schen Körperchen der Sporocysten, und auch für Coc-

cidium cuniculi kommt er auf Gruud der R. Pfeiffer'schen Photogramme (l. c. III u. IV) zu dem gleichen Schlusse. Unentschieden läßt Schuberg die Frage, ob das Stieda'sche Körperchen eine wirkliche Verdickung der Sporocystenmembran darstelle oder ein selbstständiges Gebilde sei, das der Membran nur sehr dicht anliegt. Stieda (l. c. p. 134) und R. Pfeiffer (l. c. p. 9) sprechen sich direkt für eine Membranverdickung aus.

Ich selbst bin eher geneigt, unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Dicke des Stieda'schen Körperchens so wechselnd erscheint, anzunehmen, daß das „Körperchen" vorgetäuscht wird durch die Abflachung der Membran an dem zugespitzten Ende der Sporocyste und die dort befindliche Mikropyle. Daß eine solche sich dort befindet, das werden die unten zu beschreibenden Verdauungsversuche ergeben. Es ist nun klar, daß eine, wenn auch nur geringe Abweichuug von der reinen Profilstellung einer solchen Mikropyle zur optischen Ebene, das Bild eines unter der Abflachung liegenden, nach innen mehr oder weniger konvexen Körperchens hervorbringen muß. Daß zur Hervorbringung dieses Bildes eine Verschlußmasse von anderer Brechung wie die Membran, die in der Mikropyle sich befindet, noch beitragen wird, ist ebenfalls verständlich. Immerhin ist es möglich, daß diese Masse ein wenig gegen das Innere der Sporocyste prominiert. Auf jeden Fall aber ist die Konstatierung einer Mikropyle am spitzen Pole der Sporocyste bei weitem das Wichtigste.

Die Hülle der Sporocysten (Endospore) scheint einfach zu sein; manchmal schien sich noch eine zarte gallertige Hülle (Exospore) darüber zu ziehen. Doch waren einwandfreie Bilder, wie sie Schaudinn (00, p. 269) auf Zusatz von Glycerin oder Kal. acet. erhielt, nicht zu gewinnen. In allen Sporocysten war, wie in den Oocysten, ein homogener, halbflüssiger Inhalt deutlich zu erkennen, gegen den sich die Konturen der Sporozoiten und des Restkörpers mit einer hellen Linie absetzten.

Obwohl ich, wie erwähnt, über den Modus der Sporozoitenbildung in der Sporocyste vor der Hand noch keine genaueren Angaben machen kann, so vermag ich doch den Zeitpunkt ihrer völligen Ausbildung anzugeben. Rechnet man von der „Ballung" als dem sicher zu erkennenden Anfangsstadium der Sporulation an, so sind, wie die früher angezogenen Protokolle ergeben, nach 42 Stunden (= 69—70 Stunden nach Anfertigung des Präparates) die beiden Sporozoiten und der zwischen ihnen liegende granulierte Restkörper gut zu erkennen (Fig. 16).

Die Zeichnung von Balbiani (84, p. 104 Fig. 27 m) giebt die Formverhältnisse, wie sie sich bei günstiger relativer Lage der Sporocyste darbieten, ziemlich getreu wieder.[1])

Am auffälligsten ist an den Sporozoiten das eine stark verdickte Ende, welches eine eiförmige, glänzende, homogene Masse darstellt. Von ihr aus zieht, viel weniger gut zu erkennen, ein sichelförmiger, vorn zugespitzter Teil. In ihm tritt bei günstiger Lagerung ein granulierter Kern hervor. Der homogene Körper ist nicht, wie R. Pfeiffer (l. c. p. 9) u. a. meinen, der Kopf des Sporozoiten, sondern sein hinteres Ende. Dies wird sich aus den Versuchen zur Sporozoitenbefreiung durch Verdauungssäfte mit Sicherheit ergeben. Der Restkörper — reliquat sporal — füllt zuerst als unregelmäßige Masse den Raum zwischen den Sporozoiten aus, später ballt er sich mehr zum eigentlichen Restkörper zusammen (Fig. 17). In diesem Stadium ist dann die Sporocyste von dem erwähnten homogenen gallertigen Inhalte erfüllt, in dem die Sporozoiten und der Restkörper sich sehr deutlich abheben. Der Restkörper überdeckt häufig den Sichelteil der Sporozoiten, so daß nur der homogene Endkörper zu sehen ist.

Die Frage, nach welcher Zeit die Sporozoiten wirklich reif und entwicklungsfähig sind, ließ sich, wie später ersichtlich, ebenfalls durch die erwähnten Verdauungsversuche entscheiden.

d) Bedingungen der Sporulation.

So rasch und sicher die Sporulation der Oocysten im feuchten, an der Luft liegenden Kote, oder in dem in feuchter Kammer mit Luftzutritt ausgebreiteten käsigen Inhalt der Leberknoten, ebenso wie in der an der Luft stehenden coccidienhaltigen Galle vor sich geht, so wenig hat irgend ein Beobachter im Darme oder in der Leber der Kaninchen Sporulationsformen von Coccidium cuniculi gefunden.

Ich selbst habe, wie später zu erwähnen sein wird, im Wurm bezw. Coecum und Colon sehr alte Herde von ausgebildeten Oocysten beobachtet und dabei wohl die schon von Rayer (l. c.) und später von vielen anderen beobachteten und abgebildeten Degenerationsformen, aber keine einzige Sporulationsform gesehen. Das gleiche gilt von den alten Leberknoten, oder von alten Ansammlungen der

[1]) Die von Wasiliewski (96) in seinem vortrefflichen Abriß der Sporozoenkunde auf p. 64 Fig. 53 k reproduzierte Balbiani'sche Zeichnung entspricht der Fig. 12 des Originals und stellt eine Sporocyste dar, in welcher die Sporozoiten durch Druck auseinander gedrängt worden sind.

Coccidiencysten in der Gallenblase. Das Alter dieser Ansammlungen kann man ungefähr bestimmen. Denn solche Ansammlungen, die oft einen erheblichen Raum in der Gallenblase einnehmen, liegen wochen-, ja monatelang wie ein feiner Sand in der Gallenblase, durch deren Wand sie als weißer Streifen oder Fleck hindurchschimmern. Beim Anschneiden der Blase fließen sie mit der Galle heraus. Befinden sie sich aber noch länger in der Blase, so backen sie nach und nach zu einem Käseklumpen zusammen, der fest zusammenhängend aus der geöffneten Blase entfernt werden kann. Und auch in solchen sehr alten Oocystenklumpen finden sich nie Sporulationsformen.

Ich stellte eine Reihe von Versuchen (s. unten) an, um dies merkwürdige Verhalten aufzuklären, und fand, daß es in erster Linie der Mangel an Sauerstoff ist, der die im Darmlumen, in Darmwandkrypten oder in den Gallengangcysten und der Gallenblase befindlichen Oocysten hindert zu sporulieren. In zweiter Linie fand ich, daß im heißen Sommer die Sporulation eher ein wenig langsamer verlief, als bei mittlerer Temperatur von 15—20° C., also auch die hohe Körpertemperatur des Warmblüters hemmt die Sporulation innerhalb des Wirtes. (Schon oben wurde erwähnt, daß Schaudinn im Lithobiusdarme, also in einem poikilothermen Tiere, solche beobachtete).

Erst nach Abschluß meiner diesbezüglichen Versuche fand ich in der citierten ausgezeichneten Schrift R. Pfeiffer's (92, p. 11 ff.) Berichte über gleichartige Versuche, sowie in Balbiani's Leçons sur les sporozoaires (84, p. 86 ff.) Beobachtungen und kritische Beleuchtungen der Zeitangaben verschiedener Autoren betr. des Sporulationsverlaufes, die zu ähnlichen Schlüssen führten in Bezug auf Einflüsse des Luftzutrittes und der Temperatur.

Ich will zuerst die eigenen Versuche beschreiben und dann die Resultate der genannten Autoren mitteilen. Wenn ich den erwähnten sandartigen Bodensatz der Gallenblase, der eine Reinkultur von Oocysten ohne andere Beimengung darstellte, mit ein wenig Galle in flachen zugedeckten Schälchen stehen ließ, so trat prompte Sporulation der normalen Cysten ein, die in wenigen Tagen vollendet war. Die Leberknoten des gleichen Tieres, auf gleiche Weise aufbewahrt, zeigten nach Wochen noch keine Spur von Sporulation. Hingegen brachte die eintretende Fäulnis die Oocysten zur Degeneration; wenigstens mehrten sich von Tag zu Tag die Formen mit großen, fettähnlichen Tropfen statt der „Plastischen Granula“ im Innenkörper der Cysten (s. auch Balbiani l. c. p. 87 unten). Wurde die Fäulnis durch hinzugelegte Thymolstücke aufgehalten, so zeigten sich hier

und da Ansätze zur Sporulation, zumal an denjenigen Knoten, von denen Stücke für die täglichen Untersuchungen zerzupft worden waren. Ähnliche Verhältnisse fanden sich in aufgehobenen Coecum- oder Dickdarmstücken, die mit gelben Flecken besäet waren, Flecke, denen im Innern cystengefüllte Kryptenpartien entsprachen. Wurden dagegen die frischen Leberknoten zerzupft und flach ausgebreitet, oder wurden die erkrankten Darmschleimhautpartien abgekratzt und ausgestrichen, so erfolgte rasche Sporulation. Es wurde nun der Inhalt einer Gallenblase eines künstlich infizierten Tieres — über diese Infektionen siehe später —, der eine Reinkultur von Millionen reifer Oocysten darstellte, in mehrere Portionen geteilt. Die eine wurde wie gewöhnlich mit einer Spur Galle in feuchter Schale aufgehoben; mit der anderen wurden Uhrschälchen in gleicher Weise beschickt, diese aber unter Quecksilberabschluß in Gaskammern gebracht. In diesen Kammern ward die Luft durch CO_2 Gas verdrängt. Von allen Schälchen wurden Proben ein- bis zweimal täglich untersucht. Die Probeentnahme aus den Gaskammern wurde möglichst rasch mit einer Pipette bewirkt und die Kammer darauf wieder gründlich mit CO_2 durchspült. Von jeder solcher abpipettierten Probe ließen sich eine ganze Reihe von Präparaten anfertigen. Die von den CO_2-Kulturen entnommenen Proben zeigten nun übereinstimmend Mangel jeglicher Sporulation, während die Kontrollprobe mit Zutritt der atmosphärischen Luft innerhalb der gewöhnlichen Frist die vollkommenste Bildung normaler Sporocysten mit Sporozoiten aufwies. Wurde nach 8—10 Tagen eine der CO_2-Kammern mit atmosphärischer Luft gefüllt, so begann auch hier am 4. oder 5. Tage die Sporulation, die, abgesehen von der Zeit, an manchen Cysten fast normal verlief. Mit diesen sporulierten Cysten konnten positive Infektionsversuche angestellt werden, ebensolche Resultate gaben sie bei den Versuchen zur Sporozoitenbefreiung mit Verdauungsfermenten. Sie waren also normal. Ließ man aber die CO_2 längere Zeit auf die Oocysten wirken — über drei Wochen —, so trat bei nachherigem Gestatten des Luft- resp. Sauerstoffzutritts zur Gaskammer auch nach mehreren Wochen, und auch trotz Durchleitung von reinem Sauerstoff durch die Präparatenkammer, **keine** Sporulation mehr ein. Vielmehr begannen die Cysten zu degenerieren.

Es ist also lediglich der ungenügende Vorrat an Sauerstoff im Innern des Wirtsdarmes oder der Wirtsleber, der die Sporulation hindert. Dann kommt als weiteres Hemmnis die höhere Temperatur. Denn wie schon oben erwähnt, vollzog sich die Sporulation am promptesten, wenn die Cysten in einem nicht zu warmen Raume

gehalten wurden; zur Sommerszeit in kühlem Nordzimmer, im Winter in einem mäßig temperierten bis warmen (10—20° C.) Zimmer. Im kalten Zimmer zur Winterszeit verlief allerdings die Sporulation auch etwas langsamer, aber sie wurde durch die niedrige Temperatur von 2—5° C. keineswegs inhibiert.

Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf die Sporulationsdauer sind schon von Leuckart gemacht worden, der auch den verzögernden Einfluß der Kälte feststellte. Balbiani (l. c.) giebt an, daß er auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht wurde durch die unter einander so abweichenden Angaben aller früheren Untersucher über die Länge der Sporulationszeit, welche die einen auf 4—5 Tage, andere auf 2—6 Wochen, ja, wie Lieberkühn (54), auf mehrere Monate normieren. Balbiani führt diese Angaben auf die verschiedene Höhe der Flüssigkeitsschicht, unter der die Aufbewahrung geschah, und damit auf die verschiedene Leichtigkeit des Sauerstoffzutritts zurück. Versuche zeigten ihm (p. 87 l. c.), daß diese Annahme zutreffend ist, denn in flacher Schale von großer Oberfläche und unter einer nur 2—3 mm hohen Flüssigkeitsschicht beginnt bei 15—18° C. die Sporulation nach 2—3 Tagen, während 20—30 mm Flüssigkeitsbedeckung sie um 2—3 Wochen verzögern.

Mit diesen Zeitangaben stimmen diejenigen meiner Versuchsprotokolle überein, wenigstens was den Sporulationsbeginn bei dünner Flüssigkeitsschicht betrifft. Bei den oben geschilderten Gaskammerversuchen wurden in Bezug auf die Flüssigkeitsbedeckung alle Schälchen stets gleich beschickt, d. h. mit einem Minimum von Flüssigkeit; in derselben Weise wurden die Versuche über den Einfluß der Temperatur ausgeführt.

Wie erwähnt, hat R. Pfeiffer (92, p. 11 ff.) die Thatsache beobachtet, daß auch „bei monatelangem Verweilen der reifen, encystierten Parasiten“ im Tierkörper niemals Sporulation eintritt, während sie doch außerhalb desselben in wenigen Tagen sich vollzieht. Er hebt hervor, daß eben die Änderung beim Heraustreten aus dem Wirt darin bestehe, daß die Parasiten „aus anäroben Zuständen und einer hohen Temperatur in Verhältnisse gelangen, wo sie der Wirkung des freien Luftsauerstoffs und einer vergleichsweise niederen Temperatur ausgesetzt sind.“ Weiter führt er an, daß die Notwendigkeit der Ausbreitung der Coccidien in dünner Schicht, um rasche und sichere Sporulation zu erzielen, und das Ausbleiben derselben bei Aussaat von Leberknoten, den Einfluß des ungehinderten Sauerstoffzutritts bekunden. Um den Einfluß der Temperatur zu studieren, brachte Pfeiffer hängende Tropfen mit Coccidiencysten in den Brutschrank; die Sporulation

setzte ein, blieb aber unvollständig und der normale Abschluß wurde nicht erreicht. Ich habe auch diese Versuche mit dem gleichen Resultate wiederholt.

Rieck (89, p. 57) hat gerade das Gegenteil beschrieben. Er impfte Coccidien aus Leberknoten in mit Bouillon beschickte Reagenzgläschen, von denen ein Teil bei Zimmertemperatur, ein anderer im Brütofen bei 35° C. aufbewahrt wurden. Erstere Gläschen zeigten erst nach 4—5 Wochen beginnende Sporulation, „während bei den im Brütofen belassenen Kulturen nach Verlauf von dreimal 24 Stunden vollständig entwickelte, mit ausgebildeten Sporen versehene Coccidien vorhanden waren". Ich habe bisher diese Beobachtungen noch nicht bestätigen können, dagegen wohl die weitere Erfahrung Rieck's (l. c. p. 58 oben), daß ein längerer Aufenthalt — mehr als 6 Tage — im Brütofen die Coccidienkulturen zu Grunde gehen macht. Allerdings widerstanden meine Kulturen, die in 0,6% ClNa-Lösung, nicht in Bouillon angesetzt waren, etwas länger.

Bei Gelegenheit der Versuche über Sporulation in einer reinen CO_2-Atmosphäre konnte ich aber eine weitere interessante Beobachtung machen. Wenn ich die Proben nach einem Zeitraum entnahm, der zu kurz für eine völlige Abtötung der Oocysten war, wenn also die oben geschilderte nachträgliche, wenn auch verzögerte Sporulation[1]) bei Luftzutritt erfolgte, so verlief sie wohl an vielen Cysten normal, an anderen aber trat statt der primären Vierteilung unter Pyramidenentwicklung eine deutliche Zweiteilung in zwei große Kugeln ein (Fig. 18). Der Vorgang spielte sich so häufig und in immer annähernd gleicher Weise ab, daß eine Täuschung nicht vorliegen konnte.

Die Kugeln schienen anfangs noch zusammenzuhängen, also gleichsam ein excessives Zweibuckelstadium darzustellen, bald aber zeigte sich ein heller Trennungsraum zwischen ihnen und sie wichen aus einander, zuweilen trat eine Art vorübergehende Verbindungsbrücke dabei auf (Fig. 19). Fast ausnahmslos war aber neben den großen Kugeln eine kleinere, grob granulierte zu sehen, die zweifellos den Restkörper darstellte, denn in den gleich zu besprechenden Fällen, in denen eine weitere Teilung der großen Kugeln folgte, blieb diese kleine Kugel immer unverändert. Einmal sah ich auch ein Zweikugelstadium.

---

[1]) In einem solchen CO_2-Präparate, das sehr große Mengen von anscheinend normal aussehenden Cysten enthielt und in welchem mehrere normal ablaufende Sporulationen beobachtet wurden, waren am 12. Tage die ovalen Sporoblasten ausgebildet, und zwar im ganzen an sechs Formen.

bei dem in der Cyste neben den großen Kugeln kein kugeliger Restkörper, sondern nur einige unregelmäßig geformte Brocken lagen (Fig. 20). Auch die Ausbildung der großen Kugeln zeigte hier und da Abweichungen, vor allen Dingen in den Dimensionen; bald war die eine Kugel kleiner als die andere; bald hatte die eine einen kolbigen Buckel etc. Bei diesen sehr unregelmäßigen Formen waren dann in der Regel statt des Restkörpers granulierte Schollen vorhanden (Fig. 21).

Waren die Kugeln sehr regelmäßig und ein Restkörper vorhanden, dann besaßen sie einen großen blassen Kern, der allerfeinste Körnchenzüge enthielt. Einige solcher Kugeln zeigten auch doppelte Kerne (Fig. 22a). Mehrere Tage nachher waren in dem Präparate Cysten mit vier Kugeln und einem Restkörper zu bemerken (Fig. 22). (Die vierte Kugel konnte nur gesehen werden bei Rotation der Cyste, was durch Klopfen leicht gelingt, wie schon oben erwähnt.) Die gleiche Cyste konnte noch 3 Tage beobachtet werden, ohne daß eine weitere Veränderung eintrat. Dicht daneben wurde ebenfalls am 29. April 1902 eine Form mit gut entwickelten Pyramiden mit Restkörper beobachtet (Fig. 23); ob sie aber aus einem durch successive Teilung hervorgegangenen Vierkugelstadium stammte oder aus einem solchen mit primärer Vierteilung, die ja auch vorkamen, konnte ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall zeigten die Pyramiden nicht das normale Verhalten; einmal hatten sie mehr gebogene Seiten, so daß eine kolbige Form resultierte, zum andern waren die Spitzenkörperchen nur undeutlich, nicht so glänzend, und vor allen Dingen vollzog sich der Rückgang der Pyramiden nicht wie sonst in 15 bis höchstens 20 Minuten, sondern es vergingen mehr als 4 Stunden, und selbst dann war erst eine der Pyramiden auf die noch unvollkommene Kugelform zurückgegangen. Weiter aber spricht für die Möglichkeit einer Pyramidenbildung durch die abnorm gebildeten Teilkugeln, daß ich sogar dem Stadium der Zweiteilung direkt eine, wenn auch verkümmerte, Bildung von Pyramiden folgen sah (Fig. 24). Von diesen Pyramiden war nur die eine deutlich ausgebildet, sie hatte das helle Oberteil mit einem kleinen, matten Spitzenkörperchen. Daß auch diese Pyramiden wie gewöhnlich unter ziemlicher Druckentwicklung vorgetrieben wurden, zeigte die Abplattung ihrer Basis und der ihr gegenüberliegenden zweiten, die einen hellen, mit Hebung des Tubus sich verschmälernden Hof zeigte, also wohl auch an dieser Stelle eine Hervorragung trug.

Was aber diese letztgenannte Beobachtung noch besonders merkwürdig macht, ist, daß sie nicht von einem mit CO_2 in vitro behandelten

Präparate stammt, sondern direkt von einem Tiere, das einige sehr alte Leberknoten nebst einer mäßigen Menge von Coccidien in der Gallenblase aufwies. In den Leberknoten sowohl als unter den Coccidien aus der Gallenblase waren viele degenerierte Cysten, ein Zeichen, daß die Parasiten schon lange an Ort und Stelle lagen. Die CO_2-Spannung in der Leber ist nach den Erfahrungen der Physiologen eine sehr hohe, und dem entsprechend fahndete ich, seitdem ich die abnorme Sporulation nach CO_2-Behandlung kennen gelernt, auf solche Tiere, die mit Sicherheit eine schon länger bestehende Lebercoccidiose besaßen, um hier die Vorgänge der Sporulation des dem Tiere entnommenen und in Kontakt mit der atmosphärischen Luft gebrachten Materiales zu verfolgen.

Von einem dieser Tiere, eben dem oben genannten, das am 29. Mai getötet worden war, wurden am gleichen Tage noch abends 6—7 ^{h} vier Präparate angefertigt. Dieselben enthielten neben den degenerierten Formen noch eine Anzahl anscheinend normaler Cysten; von diesen wurden im ganzen 25 mit den Nonien festgelegt.

Am 31. Mai nachmittags waren einzelne normale Pyramidenstadien zu beobachten, andere waren erst im Beginn der Vierteilung, dem „Ballungsstadium". Die fortgeschrittensten dieser Cysten mit normalem Sporulationsverlauf zeigten am 2. Juni 6 ^{h} 30′ a. m., also 84 Stunden nach Anfertigung des Präparates, ovale Sporocysten mit Sporozoiten und ohne Ausnahme deutlichem Restkörper (reliquat cystal). Also ein regulärer, doch gegen die Norm verzögerter Sporulationsverlauf. Aber neben dieser fanden sich mehrere Cysten, bei deren einer sich am 31. Mai 3 ^{h} 8′ p. m. eine fast vollendete Vierteilung — Ballen von vier noch nicht ganz abgesetzten Kugeln — fand, die auch am 2. Juni 7 ^{h} 5′ a. m. noch keinen Fortschritt zeigte und am 3. Juni 8 ^{h} a. m. schon deutliche Zeichen beginnender Degeneration aufwies. Die vier Kugeln waren zu diesem Zeitpunkte nicht mehr deutlich zu unterscheiden, und nach einigen Tagen zerfiel die Masse. Für eine andere Cyste ist am 31. Mai 8 ^{h} 30′ anscheinend normale Ballung notiert; 2 ^{h} 45′ vier gleich große Kugeln und ein kleiner Restkörper, die sich bis zum 3. Juni 8 ^{h} 10′ a. m. nicht weiter verändert haben. Der gleiche Vorgang spielte sich an einer zweiten Form ab, nur waren hier von Anfang an vier ungleiche Kugeln vorhanden, eine große Kugel von 12 μ, drei von je 8 μ Durchmesser. Kein deutlicher Restkörper zu sehen. Bis zum 2. Juni mittags kein weiterer Fortschritt. Weiter fanden sich zwei Cysten, die am 31. Mai nur zwei Kugeln nebst einem deutlichen granulierten Restkörper enthielten. Eine davon zeigte am 2. Juni 7 ^{h} 55′ a. m. zwei große und

zwei kleinere Kugeln, ein weiterer Fortschritt war nicht zu bemerken. Die andere blieb auf dem Zweiteilungsstadium.

Schließlich enthielt dieses Präparat die oben erwähnte Form mit zwei Pyramiden. Das dort angeführte und gezeichnete Stadium fand sich am 31. Mai 6 h a. m.; es erlitt bis zum 3. Juni 8 h 11' keine merkliche Veränderung der Form, nur trübte sich der Inhalt der Teilungskörper; am 5. Juni 7 h a. m. war die Gestalt auch noch annähernd erhalten, aber die beginnende Degeneration deutlich.

Diese Befunde geben einmal einen Anhalt dafür, daß die von Stieda, Balbiani und L. Pfeiffer beschriebenen Zweiteilungen wohl auf wirklichen Beobachtungen beruhen und nicht nur Annahmen sind, wie Schaudinn (00, p. 266 Z. 9 v. u.) meint; zum andern geben sie auch die Erklärung für solche Befunde, nämlich daß diese Autoren Präparate aus älteren Herden vor sich hatten. Die darin vorkommenden, rasch verlaufenden normalen primären Ballungen mit folgender Vierteilung waren ihnen entgangen, Zweiteilungen kamen vor, und die in solchen Präparaten länger persistierenden Vierkugelstadien ließen dann den Schluß auf eine als Regel bestehende wiederholte Zweiteilung nahe liegend erscheinen. Weiter aber zeigen meine Beobachtungen, wie durch abnorme äußere Umstände der Ablauf der Sporulationsvorgänge beeinflußt werden kann. Der hohe CO_2-Gehalt der Leber spielt hierbei die Hauptrolle, verbunden mit dem Umstande, daß eben in der Leber die Parasiten oft sehr lange verweilen. An Darmcoccidien (Kotpräparaten) habe ich nie Zweiteilungen etc. beobachtet; hier werden sofort nach der Reifung die Cysten mit den Epithelresten in das Darmlumen entleert, und selbst im Darme der Herbivoren sind die Zeiten für den Aufenthalt der Darmingesta nicht lang genug, um die Veränderungen der Cysten zu Stande zu bringen. So stammen auch die Angaben Stieda's und Balbiani's von Lebercoccidien; bei L. Pfeiffer (l. c. p. 52) ist für die Präparate, von denen die Zeichnungen der Sporulationsreife (Fig. 16 a—h) gewonnen sind, bemerkt: „Entwicklung der Dauercysten von Coccidium oviforme aus der Leber und dem Darme des Kaninchens", aber es fehlen die Angaben, woher die Präparate für die einzelnen Stadien stammen.

II. Modus der Infektion.

Daß die aus dem Prozesse der exogenen Sporulation hervorgegangenen Oocysten eine sehr große Dauerhaftigkeit haben, ist seit langem und für viele Coccidienformen bekannt. Die Ausbreitung

der Coccidiose, die Infektion entfernterer Ställe mit Coccidium cuniculi wird unzweifelhaft durch die Verwertung des Kaninchenstallmistes im landwirtschaftlichen Betriebe bewirkt. An den Hof des Physiologischen Instituts resp. des Vesalianum zu Basel grenzt eine kleine Matte, zum Areal der Anstalt gehörig und von ihr in Grasnutzung bewirtschaftet, wobei der Mist der eigenen Tierställe zur Düngung verwendet wird. Ich habe öfters das Futter dieser Matte untersucht, indem ich eine Portion frisch geschnittenen Grases zerkleinerte und mit Wasser schüttelte. Die Schüttelflüssigkeit enthielt fast immer Coccidiencysten. Die Haltbarkeit und Infektionsfähigkeit der Oocysten auf Dungstätten und auf Grasboden, wo also stets ein gewisser Feuchtigkeitsgrad vorhanden, ist eine außerordentlich große; daß sie $^3/_4$ Jahr überschreitet, kann ich mit Sicherheit aus meinen in feuchten Schälchen bewahrten Kulturen feststellen, denn nach angegebener Frist waren die denselben entstammenden Cysten noch vollkommen zu den unten beschriebenen Verdauungsversuchen brauchbar. Balbiani (84, p. 90 Fußnote) giebt an, daß er Coccidiencysten im Stadium vollendeter Sporulation 14 Monate in Wasser aufhob und sie nach dieser Frist noch einen vollständig frischen Anblick darboten. Eine andere Frage ist die nach der Resistenz der Cysten *in trockenem Zustande*. Schaudinn (00, p. 216) hat die Erfahrung gemacht, daß die Cysten von *Coccidium schubergi* unter dem Eintrocknen *nicht* leiden. Für Coccidium oviforme möchte ich dies nur mit der Einschränkung gelten lassen, daß eine kurz dauernde Eintrocknung ihnen nichts schadet, daß sie aber bei längerer Trockenheit zu Grunde gehen.

Auf welche Weise und in welchem Teile des Verdauungstraktus werden nun die *Sporozoiten* der mit dem Futter vom Wirtstier aufgenommenen Cysten frei? Die Äußerungen der Autoren beschränken sich in diesem Punkte fast übereinstimmend — wenigstens soweit es sich um die Kanincheninfektion mit Coccid. ovif. handelt — auf die Angabe, daß unter dem Einflusse der Verdauungssäfte des Wirtes die Hüllen platzen, die Sporozoiten dadurch frei werden und in die Epithelzellen des Darmes eindringen. Näheres ist darüber nicht bekannt, bis auf Rieck's Versuche, die wir später betrachten wollen. Etwas genauere Angaben finden sich für andere Coccidienformen, sowie für Gregarinen.[1])

[1]) Auch Balbiani, Leç. p. 92 unten, wirft diese Fragen auf: „on peut se faire une idée a priori des phases que traversent ces corps dans l'économie animale. Il est probable que les spores commencent par être mises en liberté avant de se développer. Mais comment? Est ce par rupture de la membrane du Kyste? Sortent

Was diese letzteren betrifft, so haben A. Schneider und Léger Versuche an Sporen mit Magensaft des Wirtes angestellt, und dabei gefunden, daß unter seiner Einwirkung die Epispore auseinanderklappt; die biconische Endospore mit den spiralig gelagerten Sichelkeimen und den beiden polständigen Restkörpern wird frei. Bald darauf treten die kugeligen Restkörper an den Polen aus, eine Öffnung frei lassend, durch die sich die Sichelkeime unter korkzieherartigen Bewegungen herauswinden. In 10 Minuten ist der ganze Prozeß abgelaufen.

A. Schneider (75) giebt auf Taf. XXII Fig. 1a—e Abbildungen der Sporen von Gonospora terebellae, die, mit einem abgerundeteren und einem mehr zugespitzten Pole versehen, an letzterem quer abgestutzt sind. Aus diesem Pole treten auf Fig. e die Sichelkeime aus.

Schaudinn (00, p. 271) hat nun auch an Coccidien, und zwar an Cocc. schubergi des Lithobius, den Mechanismus des Ausschlüpfens der Sporozoiten aus der Sporocyste studiert. Er brachte die Cysten in den Darmsaft eines frisch getöteten Lithobius (Wirt) und beobachtete, wie zuerst ein Loch in der Cystenwand entsteht, und dann die Sporocysten in einer meridionalen Linie, die vorher nicht zu erkennen ist, platzen und die Sporozoiten freigeben. Die vorher glatten und prallen Restkörper werden runzlich und bekommen ein körniges Aussehen. Restkörper und leere Cystenhüllen sind noch eine Zeitlang im Darmsaft zu beobachten; allmählich aber werden erstere immer blasser und verschwinden schließlich ganz, indes die zusammengefallenen Hüllen nicht aufgelöst werden.

Rieck (89, p. 58), bei dem seltsamerweise die Fütterungsversuche mit sporenhaltigen Coccidiencysten sowohl am Kaninchen als an weißen Mäusen negativ ausfielen, hat „von einer Bouillonkultur von Coccid. ovif., in der meistens sporenhaltige Coccidien vorhanden waren, ... behutsam die obenstehende Bouillon abgegossen und dafür zu dem Bodensatz ein Extrakt aus der Schleimhaut des Hundemagens zugesetzt ... und im Brütofen bei 35° C. gehalten". Nach einer halben Stunde quoll die Schale (Oocystenhülle), wurde trübe, ver-

elles par ce point qu'on a nommé Mikropyle? Il est problable ainsi que ces spores, c'est à dire le ou les corpuscules falciformes qu'elles renferment, se transforment en petites masses amiboïdes représentant l'état le plus jeune de la Psorospermie. Que si celles-ci appartiennent à une espèce intestinale, elles se fixent dans les cellules épithéliales de l'intestin, ou bien, si elles appartiennent à une espèce hépatique, elles pénètrent dans le foie par le canal cholédoque. — Telle est probablement la marche de l'évolution de ces parasites, mais ce ne sont là que des vues a priori.

änderte ihre Form — also wohl Erweichnng —, schließlich riß die Kapsel und die bewegungslosen Sporen (Sporocysten) wurden frei. „Dnrch weitere Einwirkung des Magensaftes wnrde auch die Sporenhülle zerstört nnd die Keimstäbchen frei. Dieselben zeigten eine auffallende Bewegungserscheinung insofern, als die beiden knopfförmigen Enden des Keimstabes sich langsam nach der konkaven Seite des Mittelstückes hinbewegten, um dann ebenso langsam in ihre frühere Lage zurückznkehren. Bei weiterer Fortsetzung des Versuches ging schließlich alles zu Grunde.“

Um die Beweiskraft seiner Fütternngsexperimente mit Coccid. ovif. zu stützen, stellte R. Pfeiffer (92, p. 15) ebenfalls Versuche an den sporenhaltigen Cysten mit Verdaunngssäften des Wirts an. „Ich nahm Magen- nnd Darmsaft frisch getöteter junger Kaninchen, vermischte ihn mit sporentragenden Coccidiencysten und beobachtete ihn tagelang bei Bruttemperatur. Es zeigte sich dabei, daß die Cystenhaut unter diesen Verhältnissen innerhalb 10—12 Stnnden aufquillt und ihre Starrheit einbüßt. Sie wird gallertartig, faltet sich, und es genügt dann schon ein geringer Druck, nm die scheinbar unveränderten Pseudonavicellen heraustreten zu lassen. Eine weitere Veränderung konnte ich nicht beobachten. Immerhin ist damit die Möglichkeit erwiesen, daß durch die Einwirkung der Verdauungsfermente die Membranen, welche die Sicheln einschließen, aufgelöst werden können.“ Im Anschluß an diese Angaben bespricht Pfeiffer die oben geschilderten Versuche Rieck's, deren Resultate er für noch beweiskräftiger ansieht. Doch bemerkte er mit Recht, daß Rieck's Beobachtungen über die Bewegungen der „Keimstäbchen“ (s. oben); nicht einwandsfrei seien, „schon ans dem Grnnde, weil er die Existenz von zwei Sicheln in jeder Spore offenbar nicht erkannt hat“. Im Verlaufe der Schilderung meiner eigenen Versuche wird dieser Punkt noch zur Sprache kommen. Bevor ich diese jedoch im Zusammenhange darstelle, möchte ich bemerken, daß die Erweichung und das Faltigwerden der Oocystenhüllen auch von mir beobachtet wurden, nnd zwar in Wasser, in 0,6 % ClNa-Lösung bei Bruttemperatnr, Medien, welche nicht sehr geeignet sind, die Sichelkeime der Sporocysten in Freiheit zu setzen; zn ihnen ist aber anch der Magensaft zn rechnen. In diesem Erweichungszustand sieht man glatte oder leicht geschlängelte Linien auf den Cysten anftreten, welche zum Teil Risse, znm Teil Falten sind. Bei längerem Aufenthalte im Magensafte bekommen die Cysten ein gleichsam zerknittertes Anssehen mit deutlichen Einrissen. Ein leichtester Druck auf die feuchte Kammer genügt dann, die Cysten zn sprengen;

meist liegt der Einriß an der Mikropyle, doch tritt ein Anfplatzen anch an anderen Stellen ein. Insofern kann ich die Angaben der obigen Autoren bestätigen, was aber die sonstigen Vorgänge bei Einwirkung von Verdauungsflüssigkeiten angeht, so bieten sie ein total anderes Bild.

Bei diesen Versuchen ging ich von Beobachtungen ans, die ich gelegentlich zahlreicher Versuche mit künstlicher Coccidioseinfektion an Kaninchen gemacht hatte. Wie schon R. Pfeiffer (92, p. 14), Simond (97) u. a. gethan, brachte ich jungen Kaninchen, welche coccidienfrei waren, mit der Schlnndsonde Coccidienkulturen bei. Am sichersten nimmt man dazu noch saugende, das Nest nicht verlassende Tiere. Man kann aber auch ältere Tiere wählen, wenn man sie nnter peinlichster Beobachtung der Reinhaltnng von Stall, Futtergeschirren etc., womöglich von einem coccidienfreien Muttertier, aufzieht und ihren Kot einer steten Kontrolle unterwirft. (Über die Schwierigkeiten, coccidienfreie Tiere aufzuziehen, s. a. Simond (97), der mit der größten, bei den Bakteriologen gebräuchlichen Sorgfalt experimentierte.) Diese Experimente gelingen ausnahmslos, nur muß man nicht erwarten, dabei stets das gewöhnliche Krankheitsbild zu sehen, wie es bei natürlicher Iufektion der im Stall mit viel Grünfutter befindlichen Tiere auftritt; also neben der Diarrhoe das „Schnauzennässen“ etc. Zürn (78, p. 52), dem wir so ausgezeichnete Beschreibungen der infolge von Coccidieninfektion auftretenden Krankheitserscheinungen verdanken, hebt hervor, daß eben nur dann, wenn die „Gregarinen“ in die Nasenhöhlen der Kaninchen einwandern, Rhinitis eintritt; die Krankheit hat dann — da ja der Darmkatarrh nebenher auch besteht — einen acuteren Verlauf, als die einfache Enteritis, zumal häufig infolge der Rhinitis eine Infektion und Erkrankung der Tuben, der Paukenhöhle [1]) etc., ebenso Angina auftreten.

Bei Schlundsondeninfektion, welche eine Leber- oder Darminfektion oder beides bewirkt, fehlt dies „Schnauzennässen“ sehr häufig; bei peinlichster Stallreinigung, Trockenfutter vermißt man es dann sogar durchgängig.

Wenn man nun ein Tier 24—48 oder 60 Stunden nach der Infusion von Coccidien tötet, so findet man, wie auch R. Pfeiffer (92, p. 14) erwähnt, im Darmkanal keine Coccidien; läßt man sich aber die große Mühe nicht verdrießen, den meist sehr umfangreichen Mageninhalt genau zu durchsuchen, so findet man die eingeführten

[1]) Das Original enthält hier eine sehr gute Beschreibung von Symptomen, die sich als Reizerscheinungen des N. Vestibularis darstellen.

sporenhaltigen Cysten wieder, anscheinend **meist ganz unverändert**, oder nur hier und da einige mit den oben geschilderten Falten (Erweichung). Ich habe in mehreren Fällen diese Arbeit durchgeführt, stets mit dem gleichen Resultate. Vorher aber wurde der gesamteMageninhalt auf ein Faltenfilter oder ein Coliertuch gebracht und der saure, abstropfende Saft aufgefangen. Darauf wurde die Mucosa des Magens von der Muscularis + Serosa abgelöst, mit 0,2—0,4 °/₀₀ HCl extrahiert und filtriert. Beide Filtrate erwiesen sich als wirksam, indem sie z. B. Fibrin bei Körpertemperatur rasch verdauten. Ich brachte dann weiter sporenhaltige Cysten aus einer Reinkultur mit ein paar Tropfen des natürlichen oder des durch Extraktion gewonnenen Magensaftes in der feuchten Kammer in den Brutschrank bei 35—37° C. Von Zeit zu Zeit wurde das Kompressorium herausgenommen und auf dem geheizten Objekttische beobachtet. Das Resultat war ein **negatives**, insofern sich auch nach mehreren Stunden keine merkliche Veränderung der Cysten zeigte. Ja selbst nach 24 stündigem Verweilen im Wärmeschranke war das Aussehen der meisten Cysten unverändert; einige hatten jedoch die oben erwähnten Falten und Risse bekommen, durch welche hier und da der unveränderte Inhalt herausgetreten war.

Die Versuche mit Magensaft — auch das mit 0,4 °/₀₀ ClH hergestellte, sehr wirksame Extrakt von Schweine- u. Hundemagen kam zur Verwendung — wurden mehrfach wiederholt, mit dem gleichen Resultate. Sie fanden aber dann eine Erweiterung derart, daß außer dem natürlichen und künstlichen Magensafte des eben getöteten Kaninchens noch der Inhalt des Duodenums und des oberen Dünndarms auf ihre verdauende Wirksamkeit geprüft und Kompressorien mit ihnen unter Beimengung von Portionen der gleichen Coccidienkulturen beschickt wurden. Z. B. Protokollbuch VII p. 30 ff. 6. Jan. 1902: Cunic. Magensaft stark sauer, wie oben gewonnen, wirksam; im Duodenum ca. 7 cm³ klarer Saft, stark alkalisch, verdaut Fibrin gut, verzuckert Stärke. Der vom oberen Dünndarminhalt abfiltrierte Saft verdaut Eiweiß weniger gut, aber deutlich; ebenso verzuckert er Stärke.

Magensaft des Cuniculus, sowie Schweinemagensaft unwirksam auf die Coccid.-Cysten. Die Kammer mit Duodenalsaft hingegen zeigte nach 25 Minuten Cysten, in denen die Sporozoiten langgestreckt lagen; nach zwei Stunden wurde gleich zu Beginn der Präparatmusterung eine Oocyste angetroffen, in der sechs Sporozoiten frei sich bewegten, außerdem befanden sich drei kugelförmige Restkörper darin, anscheinend jeder in einer leeren Sporocystenhülle. Die 12 bis

15 μ langen, im mittleren Teile 4 μ breiten Sporozoiten zeigten ziemlich lebhafte Bewegungen, nnd zwar einmal Krümmungen und Streckungen, wie sie zuerst von Eimer (70) beschrieben wurden, zum zweiten Schlängelungen mit Ortsveränderungen. Diese letzteren traten in Intervallen auf und die Keime schoben sich dabei meist an der Cystenwand parallel dem langen Durchmesser, doch oft auch quer über, hin. Von Zeit zu Zeit aber streckten die Sporozoiten gleichsam einen pfriemenartigen Fortsatz aus (Fig. 27); jedesmal war vor diesem Ausstrecken eine dunkle Stelle an dem betreffenden Pol des Keimes zu sehen. Diese Ausstreckungen richteten sich gegen die Mikropyle zu, aber keiner der Sporozoiten verließ die Cyste, obwohl die Öffnung deutlich zu sehen war und der Zahl nach zwei von den acht Keimen die gemeinsame Hülle verlassen haben mußten. An anderen Stellen des Präparates fanden sich Oocysten mit einem kleinen dreieckigen Einriß, von der Mikropyle aus nach innen sich erstreckend. Sie waren zum Teil leer; neben einer derselben lag ein freier Sporozoit, der alle drei Arten der oben beschriebenen Bewegungen zeigte, wenn auch in viel trägerer, langsamerer Art.

Viele der sporenhaltigen Cysten aber blieben unverändert, auch nach 20 stündigem Verweilen des Präparates im Thermostaten; Quellung oder Faltung fehlte ganz. Die Behandlung mit „Duodenalsaft“ hatte also ein positives Resultat ergeben, gegenüber der erfolglosen Einwirkung von saurem Magensaft. Äußere Umstände aber hatten es bedingt, daß nur in längeren Intervallen eine Untersuchung vorgenommen werden konnte; zudem schien der Duodenalsaft nicht die volle erreichbare Wirksamkeit zu besitzen.

Um das vorhandene Material auszunützen, wurde am Abend des gleichen Tages ein Reagenzglas mit dem Rest des Duodenalsaftes (ca. 1 cm^3), sowie drei Tropfen der Coccidienreinkultur beschickt und bis zum nächsten Nachmittage im Thermostaten belassen. In einem auf den geheizten Objekttisch gebrachten Probepräparate davon fanden sich wieder die oben beschriebenen leeren Oocysten; daneben andere mit intaktem Sporocysteninhalt, bei denen aber die Sporozoiten innerhalb der Sporocysten in Bewegung waren. Der ganze Inhalt der Sporocyste wälzte sich rund um, wobei deutlich zu erkennen war, daß sich die Sporozoiten gestreckt, resp. aufgerollt hatten und sich an der Cystenwand entlang schoben. Der grob granulierte, kugelige Restkörper wurde dabei passiv herumgerollt (Fig. 26a—d) und so deformiert, daß man oft glaubte, zwei kleine Restkörper zu beiden Seiten des herumkriechenden Sporozoiten zu haben. Diese Bewegungen waren von Pausen bis zu mehreren Minuten unterbrochen und dauerten

immer nur Bruchteile von Minuten. Ein Freiwerden der Sporozoiten aus der Sporocystenhülle konnte nicht beobachtet werden; vielmehr wurden die Pausen immer länger, die Dauer der Bewegungen immer kürzer und schließlich hörten sie ganz auf. Die im gleichen Präparat vorhandenen leeren Oocysten zeigten bei genauer Betrachtung in ihrem Innern ganz deutlich die leeren Sporocystenhüllen von gleicher Form wie die vollen; obwohl nur als leichte Schatten erkennbar, war ihre anscheinend ganz unveränderte Gestalt doch wohl zu unterscheiden, ein Riß war nur an einigen seltenen zu bemerken.

Die Einwirkung des Darmsaftes hatte also aus einigen Cysten die Sporozoiten frei gemacht, in anderen war es bei den Anfangsstadien — Bewegung innerhalb der Sporocyste — geblieben, bis Absterben eintrat. Daß an diesem Präparate, also nach 24 Stunden, die ausgetretenen Sporozoiten nicht mehr zu finden waren, ist begreiflich. Alle Autoren geben an, daß sie sich in der Darmflüssigkeit nicht lange halten, sondern rasch aufgelöst werden, wenn sie nicht in eine Epithelzelle eindringen können, um ihre Weiterentwicklung durchzumachen. Und zwar gilt dies in gleicher Weise von den echten Sporozoiten wie von den Merozoiten, den Produkten der Schizogonie.

Ein am 16. Januar 1901 in gleicher Weise hergestellter Duodenalsaft, von einem gesunden Kaninchen, erwies sich viel weniger wirksam, als der am 6. Januar gewonnene. Es konnte keine Sporozoitenbefreiung beobachtet werden, wohl aber fanden sich freie, intakte Sporocysten, zum Teil mit sich bewegenden Sporozoiten, im Präparat, welche neben Oocysten lagen, die die oben erwähnten kleinen Einrisse an der Mikropyle zeigten. Die Wirkung des Verdauungssaftes hatte also nur den Verschluß der Mikropyle entfernt; der sanfte Druck des Kompressoriums genügte, die Sporocysten aus der Oocyste herauszutreiben. An diesen freien, nicht mehr von der Oocyste bedeckten Sporocysten konnte die Lagerung der ruhenden Sporozoiten gut erkannt werden (Fig. 31), die, wie schon erwähnt, der von Balbiani (l. c.) gegebenen Zeichnung entsprach. Am 17. Jan. 1902 4^h $30'$ p. m. war ein Kompressoriumpräparat der gleichen, für alle die Versuche benützten Coccidienkultur mit aqu. destill. in den Thermostaten gebracht und in kurzen Intervallen untersucht worden. Bis um 7^h $40'$ abends fanden sich alle Oocysten ganz unverändert; in einer einzigen wurde eine Sporocyste mit einem sich langsam bewegenden Sporozoiten bemerkt. Er wälzte in längeren Pausen den Restkörper sowie den zweiten noch in Ruhe befindlichen Sporozoiten langsam herum; dabei war deutlich zu sehen, daß er

ganz frei vom Restkörper war, daß letzterer nicht an ihm hing. Dies ist insofern bemerkenswert, als hier ja keine Lösung durch eindringende äußere Agentien stattgefunden hatte: es liegt also der Restkörper frei neben den Sporozoiten in der Sporocyste. Die Bewegung des oberen Sporozoiten kam bald zur Ruhe, und das Präparat blieb unverändert auch während der weiteren 14 Stunden, die es noch im Brutschranke verweilte. Am 18. Januar morgens 10^{h} zeigten sich nirgends leere Oocysten, nirgends offene oder eingerissene Mikropylen an diesen. Um 10^{h} 15' wird das Kompressorium vorsichtig geöffnet, so daß der Inhalt als kleiner Tropfen auf der Bodenplatte stehen blieb, darauf Duodenalsaft dazugegeben, die gute Beschaffenheit des Präparates unter dem Mikroskop kontrolliert und die Kammer in den Thermostaten gebracht. Erst um 2 Uhr konnte — aus äußeren Gründen — das Präparat wieder beobachtet werden; es fanden sich jetzt die meisten Cysten leer, viele mit den beschriebenen Einrissen an der Mikropyle, zahlreiche freie Sporocysten mit intaktem Inhalte im Präparat. [Der Duodenalsaft war der gleiche, nur schwächer wirksame vom 16. Januar.]

Da, wie eben geschildert, auch in indifferentem Medium die Wärme (Körpertemperatur) des Thermostaten eine Bewegung der schlummernden Sporozoiten bewirkt hatte, so ist daraus zu schließen, daß die Körpertemperatur des warmblütigen Wirtes von Einfluß auf die eingeführten Sporozoen ist. Kommt die lösende Wirkung des Verdauungssaftes hinzu, so tritt Sporozoitenbefreiung ein, ohne diese bleibt sie aus.

Daß die ungleiche Wirksamkeit der benutzten Duodenalsäfte auf ihrem wechselnden Gehalte an Pankreasfermenten beruht hatte, war sehr wahrscheinlich. Andererseits ist es bei dem stets gefüllten Magen des Kaninchens, ohne viele Tiere opfern zu müssen, nicht möglich, unter gewöhnlichen Umständen den Zeitpunkt für eine günstige Zusammensetzung des Duodenalsaftes bei der Tötung des Tieres abzupassen. Um daher einen an Pankreasfermenten reichen Duodenalsaft zu erhalten, wurde am 28. Februar 1902 gemäß der von Bayliss und Starling (1902) in ihrer vorläufigen Mitteilung gegebenen Vorschrift verfahren.

Nachdem aus dem Inhalte des Duodenum eines gesunden, eben getöteten Tieres in der früher beschriebenen Weise ein „Duodenalsaft“ gewonnen war, wurde die Schleimhaut des Duodenum und des oberen Dünndarms mit einigen Kubikcentimetern 0,4 %iger HCl verrieben, der Brei auf ein Filter gebracht und das Filtrat — das nach den genannten Autoren eine, „Sekretin“ genannte pankreassafttreibende

Substanz enthält — einem anderen, in Chloroformnarkose gehaltenen Cuniculus in die Vena jugularis nach und nach im Verlaufe von 20′ injiziert. Die injizierte Menge betrug 8 cm^3. Etwa 35′ nach dem Beginn der Injektion wurde die Bauchhöhle in der Linea alba geöffnet, das Duodenum vom Pylorus an bis etwa 5 cm jenseits der Mündung des Duct. pankreaticus durch zwei Ligaturen begrenzt und der Inhalt dieses Darmstückes auf ein Faltenfilter gegeben. Das Filtrat — es soll kurz als „Sekretin-Duodenalsaft“ oder „Sekretinsaft“ bezeichnet werden gegenüber dem normalen „Duodenalsaft“ des ersten Tieres — wurde auf seine enzymatischen Eigenschaften untersucht. Während der „Duodenalsaft“ von alkalischer Reaktion nur langsam Fibrin verdaut, wird eine größere Fibrinflocke von dem ebenfalls alkalischen „Sekretinsaft“ in kurzer Zeit vollständig in Lösung gebracht.

Es wurden nun von der früher verwendeten Coccidienkultur je ein Präparat im Kompressorium mit den beiden Verdauungssäften beschickt und 4^h 30′ resp. 4^h 35′ in den Brutschrank gebracht.

Um 7^h (von 5—7^h war der Beobachter durch Examensgeschäfte behindert) waren in beiden Präparaten viele Oocysten zu beobachten mit lebhafter Sporozoitenbewegung, wenn auch im Sekretinpräparate bedeutend mehr. (Nach oberflächlicher Schätzung ca. 40 % der Cysten.) Daneben eine ziemliche Menge freier, beweglicher Sporozoiten im Gesichtsfelde. Ein Teil der Oocysten zeigte die Sporozoiten innerhalb der Sporocysten sich über einander wälzend und durch einander schlängelnd, dabei den Restkörper in Rotation versetzend. (s. oben und Fig. 26a—d). In anderen sind die Sporozoiten schon frei in der Oocyste und bewegen sich ruckweise mit kürzeren oder längeren Pausen kreisend der Wand entlang, durchaus sich fortbewegenden Würmchen vergleichbar. Der übrige Inhalt der Cyste — Sporocystenhüllen und Restkörper — wird dabei durcheinander gerührt. Obwohl allerfeinste Details nicht zu erkennen sind, sieht man doch, daß bei den Sporozoiten sich immer das eine verschmälerte und zugespitzte Ende voran bewegt, weiter, daß hinter diesem Ende ein runder, granulierter Körper (Kern) sich befindet und daß der abgerundete hintere Körperpol eine hyaline, eiförmige Masse enthält (Fig. 27). Die steten Formveränderungen, welche an den Sporozoiten sowohl bei den Bewegungen innerhalb der Sporocysten als beim freien Kreisen in der Oocyste zu bemerken sind, lassen schon auf die außerordentlich geringe aber sehr vollkommene Elastizität der Gebilde schließen. Das Bild erinnert sehr an die Veränderungen der roten Blutkörperchen in Kreislaufpräparaten, zumal solchen von

Froschmesenterium oder von Kiemen der Salamanderlarven: wie hier jedes Hindernis, jede Änderung der Form des Strombettes momentan zu einer Formänderung der Erythrocyten führt, so auch an den Sporozoiten. Doch zeigen letztere die genannten physikalischen Eigenschaften fast in noch höherem Grade als die Blutscheiben, wie die gleich zu beschreibenden Erscheinungen beim Verlassen der Cysten zeigen werden.

Wie schon oben erwähnt, geschehen die Bewegungen in den Cysten absatzweise, ein plötzlicher Ruck führt den Sporozoiten vorwärts; er ist dabei gestreckt, wenn er genügend Raum hat, wie dies in Oocysten, die nur noch wenige Individuen enthalten, zutrifft. Nach dem ersten plötzlichen Ruck geht die Bewegung noch eine Strecke mit abnehmender Geschwindigkeit, gleichsam schwimmend weiter und erlischt dann; nach verschieden langer Pause wiederholt sich das Spiel. Die Sporozoiten schießen dabei mit dem pfriemenartigen vorderen Ende gegen die Mikropyle zu, biegen dort aus, um langsam dem abgerundeten Ende der Oocyste zuzutreiben. Plötzlich sieht man aber, wie bei solchem Vorschießen der Sporozoit vor der Mikropyle stehen bleibt; gleich darauf erscheint die äußerste scharfe Spitze außerhalb der Kontur der Cyste; nach 1—2 Sekunden rückt das ganze jetzt äußerst zugespitzte Vorderteil heraus, um sich sofort jenseits der Grenze der Mikropyle zu verbreitern. Der hintere breite Teil steckt noch in der Cyste, so daß der Sporozoit im Niveau der Mikropyle wie abgeschürt aussieht (Fig. 28). Zwei bis drei weitere Rucke führen ihn ganz heraus — dabei folgte immer sofortige Verdickung des eben ausgetretenen, also vorher eingeschnürten Teiles — und zwar der letzte Ruck gleich auf eine kleine Strecke von der Oocyste weg. (Der ganze Vorgang spielt sich in ziemlich verschiedenen Zeitspannen ab. Manchmal war in 5—6 Sekunden der Prozeß vom Austreten der feinsten Spitze an bis zum gänzlichen Freiwerden vollendet; andere Male dauerte es 20″, 40″ bis 70″.)

In der Entfernung von der Mikropyle, in die ihn der letzte, freimachende Ruck gebracht hat, bleibt der Sporozoit eine Zeitlang liegen, ehe die weiteren Bewegungen einsetzen, und er läßt sich in Bezug auf Größe, Gestalt und Bau beobachten. Die Länge schwankt, an vielen Exemplaren gemessen, von 12—15 μ, der Kern hat 4—5 μ Durchmesser, (der Restkörper in der Cyste 6—$7^1/_2$ μ). Die Form ist eher mit der eines großen Komma oder einer Keule, als mit der einer Sichel zu vergleichen. Der vordere, verjüngte Teil zeigt Andeutung feinster Granulierung, im hinteren, dicken, abgerundeten Teile liegt ein homogener, mattglänzender, eiförmiger Körper. Der

in der Mitte befindliche Kern ist deutlich granuliert. Das vordere zugeschärfte Ende trägt am Pole ein kleines, stark lichtbrechendes Spitzchen. Wie schon beschrieben, kann sich dieser vordere Teil verlängern und dabei verschmälern bis zu einem ziemlich langen pfriemenartigen Fortsatz. Dieser vordere Teil ist es vor allem, der die von Eimer (70) u. a. beschriebenen Krümmungen und Streckungen ausführt.

Nach Eimer's (l. c.) und Schaudinn's (00, p. 220) Beschreibung der Bewegungen von Sichelkeimen bestehen diese Bewegungen in einer von beiden Enden her erfolgenden Zusammenkrümmung und einem Wiederauseinanderschnellen. Ich habe diese Art der Bewegung sehr oft beobachtet, aber in reiner Form nur an Merozoiten, also durch Schizogonie gebildeten Sichelkeimen. Auch Eimer (l. c.) hat wohl vornehmlich solche vom Mäusecoccidium vor Augen gehabt, sicher aber sind Schaudinn's (l. c.) Beobachtungen an echten Sporozoiten der Lithobiuscoccidien angestellt worden. Beim echten Sporozoiten des Coccidium cuniculi ist, wie gesagt, die Form der Bewegung die gleiche, aber sie wird häufig von einer anderen abgelöst, bei der nur der vordere, zugeschärfte Teil hin- und hergehende, gleichsam tastende Bewegungen macht, indes der hintere Teil ruhig liegt. Nach mehreren solchen Hin- und Herbewegungen streckt sich der Sporozoit plötzlich und schießt eine kurze Strecke geradlinig vorwärts. Ein Nachschleppen von gallertigen Fäden habe ich dabei nicht beobachten können, aber die ganze Art der geradlinigen Translation läßt vermuten, daß diese Lokomotion durch ähnliche Vorgänge bewirkt wird, wie sie, von Schewiakoff (94) an Gregarinen entdeckt, durch Schaudinn und Siedlecki (97) an Coccidien beschrieben wurden; sehr eingehend zumal von Schaudinn (00, p. 222ff.) an Coccidium schubergi. Letzterer Autor stimmt in seinen Angaben insofern mit den meinigen überein, als er regelmäßig nach 3—4 Knickbewegungen eine Vorwärtsbewegung beobachtete.

Die zweite Art der von Schaudinn (l. c. p. 221) beobachteten Bewegungen, die ringförmigen Einziehungen (Einschnürungen) konnte ich an freien Sporozoiten nicht sehen. Wohl aber erinnert meine Beschreibung der Vorgänge beim Austreten aus der Mikropyle sehr an die Schilderungen und Abbildungen, die Schaudinn (l. c. p. 224 und Taf. 14 Fig. 1h—1i) vom Eindringen der Sichelkeime in die Epithelzellen giebt.

War durch die vorstehend mitgeteilten Beobachtungen das Heraustreten der Sporozoiten aus der Oocyste durch die Mikropyle

sichergestellt, so fällt mit ihnen auch der von manchen Antoren gehegte Zweifel an deren Vorhandensein dahin. Es ergiebt sich weiter aus dem Aussehen der leeren Oocysten in den mit Dnodenalsaft beschickten Präparaten, welche sämtlich die Mikropyle viel dentlicher und selbst bei der Beobachtnng mit schwachen Systemen als offen zeigten, daß diese Öffnung mit einer Art Verschlußpfropf oder Deckelmasse versehen ist. Daß die Oocysten an der Mikropyle, wenn der Verschlnß dnrch die Verdaunngssäfte gelöst ist, leicht einreißen, wenn unter dem schwachen Drucke des Kompressorinms die Sporocysten durch die enge Öffnung hindurch gezwängt werden, ist leicht begreiflich. Manchmal treten solche Zerreißnngen auch am übrigen Cystenumfang auf, aber wie gesagt nur durch Drnck. Daß die austretenden Sporozoiten solche Einrisse machen, bezweifle ich, kann es aber nicht mit Bestimmtheit abweisen.

Was die leeren, innerhalb der Oocysten liegenden Sporocystenhüllen betrifft, die als blasse Schatten darin nnschwer zu erkennen sind, so lehrt die Beobachtung mit guten Immersionssystemen, daß sie meist völlig intakt sind und nicht die geringsten Risse zeigen, auch nicht wenn man die gegen alle Säuren und Alkalien außerordentlich resistenten Cystenhüllen mit Kalilauge behandelt, wobei sie viel schärfer hervortreten. Es kommen daneben solche freiliegende mit Rissen vor, aber für das Anstreten der Sporozoiten sind diese Risse nicht unerläßlich, wie die leeren intakten und wie die direkte Beobachtung des Ansschlüpfens dnrch die Mikropyle beweisen.

Während nun die Abbildungen und Beschreibnngen von A. Schneider (82, p. 428, Textfig. 1 I und Taf. XIII Fig. 30) an den rosenkranzartig aneinanderhängenden Gregarinensporen (Stylorhynchus longicollis) unter Einwirkung des Verdauungssaftes von Blaps das Anseinanderklappen der Hülle, von einer Längsfissur aus, deutlich zeigen, und ähnliche Beobachtungen von Labbé n. a. an verschiedenen Objekten, zuletzt noch von Schaudinn (00, Taf. 16 Figg. 101 n. 108) an Lithobinscoccidien gemacht wurden, fehlten, wie erwähnt, solche Spnren an den Sporocystenhüllen von Coccid. ovif. gänzlich. Dem entspricht auch die Thatsache, daß man an den Sporocysten von Coccidinm cunic. niemals eine Andeutung einer Fissur beobachtet, während doch diejenigen Sporocysten, welche später entlang einer präformierten Fissur aufklappen, Andeutungen davon dnrch zarte Linien schon im intakten Zustande erkennen lassen. Dagegen zeigten die „Schatten" der Hüllen immer an dem einen spitzeren Pole die minimale Abplattung, nnd es gelang mir zu konstatieren, daß die

selbe einer allerkleinsten Mikropyle der Sporocysten entspricht, durch welche die Sporozoiten die Hülle verlassen.

Wie schon oben erwähnt, sieht man an den mit Verdauungssäften beschickten Präparaten von Coccidienkulturen nicht selten ganze unveränderte Sporocysten neben den leeren Oocysten liegen, und man kann sich leicht überzengen, daß schon ein leichter Druck genügt, um die Sporocysten aus der geöffneten Mikropyle herauszubefördern. Man braucht zu dem Ende nur in das Kompressorium ein wenig mehr Flüssigkeit zu bringen, als dem Raume zwischen Bodenplatte und Deckhülse entspricht; dann genügt dazu vollkommen der durch Reibung noch verminderte Gewichtsdruck dieser Deckhülse. Behandelt man dann ein solches Präparat in der gewöhnlichen Weise — Verbringen in den Thermostaten resp. auf den heizbaren Objekttisch — so sieht man bald neben dem Herauskriechen der freien Sporozoiten aus den Oocysten unter den letzteren auch solche, bei denen die intakten Sporocysten aus der Mikropyle langsam herausdringen. Sie werden dabei im Passieren der Öffnung ebenso eingeschnürt, wie dies von den Sporozoiten beschrieben wurde (Fig. 25), aber zugleich springt der dentliche Unterschied beider Vorgänge in die Augen. Während die Sporozoiten ruckweise oder, wenn mehr gleichmäßig, dann sehr rasch durch Eigenbewegung herausschlüpfen, werden die Sporocysten unter dem gleichmäßigen Drucke ganz langsam, stetig herausgedrängt. An diesen jetzt freiliegenden Sporocysten ist nun das Spiel des Wälzens und Umherkriechens der beweglichen Sporozoiten noch viel dentlicher zu sehen; durch den Stift kann man das Bild aber nur in den Pausen nach der Erinnerung festhalten. Die lebhaften Bewegungen der Sporozoiten bringen auch die ganze Sporocyste in eine drehende Bewegung. An dem spitzeren Pole war anfangs ein glänzendes Flachknöpfchen oder Scheibchen dentlich zu erkennen (Fig. 30a). Nach ganz kurzer Beobachtungszeit erschien an diesem Pole außen das äußerst fein zugespitzte Vorderteil eines Sporozoiten, der nun ruckweise, ganz wie sonst aus der Oocyste austrat. Dabei war die Einschnürung im Niveau der Mikropyle, entsprechend dieser äußerst feinen Öffnung, eine außerordentlich starke, der Anblick sehr frappant. In ca. 15" war der Sporozoit frei und nach kurzer Zeit folgte ihm auf gleiche Weise sein Gefährte. Beide zeigten, frei geworden, die schlängelnden und die translatorischen Bewegungen, wie sie oben beschrieben wurden. Die leere Cyste blieb dabei immer noch in drehender Bewegung, zugleich trieb sie durch eine leichte Strömung im Präparate langsam nach einer Richtung. Sie kam für eine kurze Frist über die Sporozoiten

zu liegen und wurde durch die schlängelnden Bewegungen derselben hin- und hergestoßen. Doch bald entfernten sich von ihr die Sporozoiten mit raschem Rucke. geradlinig fortschießend. In der Hülle lag der grob granulierte, kugelige Restkörper innerhalb einer homogenen Masse, die vom Rande der Hülle etwas retrahiert war. Daher erschien das ganze Gebilde doppelt konturiert (Fig. 30b).

Auf einer Seite war die homogene Innenmasse von der Peripherie her ausgehöhlt, die Hülle darüber aber trug nur eine ganz flache Delle. Dieser Befund weist auf eine zum mindesten dickflüssige Innenmasse hin. Bald aber scheint diese sich unter der Einwirkung des Verdauungssaftes zu verflüssigen, und es scheinen damit Strömungen zu entstehen, denn die Restkörperkugel gerät in Rotation, die glänzenden Granula derselben wälzen sich durch einander. Plötzlich fahren diese Körnchen aus einander und tauzen mit großer Lebhaftigkeit in der Hülle hin und her, wobei sie nach jedesmaligem Anprallen an letzterer heftig zurückfahren. Einige treten dabei auch durch die Mikropyle heraus. Sehr rasch verschwinden aber diese Körnchen sowohl, als die in der Hülle verbliebenen unter der verflüssigenden Wirkung des Verdauungssaftes. Das ganze Spiel erinnert sehr an die Erscheinungen, welche man beim Übertragen von alkoholhaltigen Mikrotomschnitten auf wässrige Farblösungen, oder beim Auftropfen von Wasser auf Objektträger, die eine Alkoholschicht tragen, beobachtet. Wie hier die dünnen Schnitte durch die Diffusionsströme hin- und hergerissen werden oder wie hier an der Grenze von Wasser und Alkohol sich heftige Wirbelströmchen mit Emportreibung der Flüssigkeit bilden, so werden wohl andererseits die beobachteten langsamen Bewegungen des ganzen Körnchenverbandes als auch die wirbelnden Tänze der isolierten Körnchen von den durch die Lösung und tryptische Umwandlung der Innenmasse und der Granula bewirkten Diffusionsströmen bedingt sein. Sehr instruktiv war dabei zu sehen, wie ein von außen durch die Mikropyle eingedrungenes Geißelbakterium noch lange in lebhafter Bewegung sich beobachten ließ, indes die Granula längst gelöst waren.

Die anflösende Wirkung des Verdauungssaftes machte sich sehr rasch auch auf die freien Sporozoiten geltend. Ihre translatorischen Bewegungen hörten nach einiger Zeit auf, sie machten nur noch an Ort und Stelle Schlängelbewegungen, bis auch diese sistierten. Darauf trat rascher Zerfall und Verschwinden ein. Doch bemerkt man dieses rasche Vergehen auch an Merozoiten aus dem Darminhalt, und zwar auch wenn letzterer stark mit 0,6 %iger ClNa-Lösung verdünnt wird.

Die Autoren berichten übereinstimmend über die große Vergänglichkeit aller Arten von Sichelkeimen.

Die vorstehend geschilderten Vorgänge beim Freiwerden der Sporozoiten aus den Sporocysten lassen wohl keinen Zweifel mehr an der Richtigkeit der Deutung des „Stieda'schen Körperchens" der Autoren als einer Mikropyle zu. Ich muß hier noch einmal auf meine oben gegebene Beschreibung hinweisen, der zufolge ich immer nur eine quere Abstutzung des spitzeren Poles (Endes) der Sporocysten resp. ihrer Hülle konstatieren konnte, die je nach der Lage im optischen Durchschnitt eine nach innen mehr oder weniger starke, konvexe Krümmung zeigen muß. Daß die an der Abstutzung befindliche Mikropyle eine Verschlußmasse enthält, ist sehr wahrscheinlich, ebenso auch, daß diese ein etwas anderes optisches Verhalten zeigen mag, als die Hülle. Von einem dort innerhalb der Sporocyste befindlichen „Körperchen" kann nicht die Rede sein.

Die eklatante Wirkung des Duodenalsaftes einerseits, andererseits das vollständige Unvermögen des Magensaftes, die Sporozoiten in vitro zur Bewegung zu bringen und frei zu machen, und weiter der Befund unveränderter sporenhaltiger Coccidiencysten im Mageninhalte, selbst längere Zeit nach ihrer Infusion vermittelst Schlundsonde, beweisen wohl zur Genüge, daß erst im Darm die Befreiung der Sporozoiten sich abspielt und daselbst also auch erst die Infektion erfolgt. Die Beobachtung, die ich früher öfter an Kaninchen machte, nämlich daß sie häufig Magengeschwüre in großer Anzahl aufweisen, ließ mich damals an die Möglichkeit einer infektiösen Natur derselben glauben, durch Coccidieninvasion bedingt. Ich habe aber trotz zahlreicher Untersuchungen frischer sowohl als gehärteter, in eine sehr große Zahl von Serienschnitten zerlegter Präparate niemals eine Coccidieninfektion der Magenschleimhaut beobachten können.

Daß es nun vornehmlich der Gehalt des Duodenalsaftes an Pankreassekret ist, der die Sporozoiten in Freiheit setzt, ließ sich schon aus den oben gegebenen Daten über die stets prompte Wirkung des „Sekretinsaftes" schließen.

Der strikte Beweis war unschwer zu erbringen, da uns ja eine Anzahl chemischer Präparate aus Pankreasdrüsen zur Verfügung stehen. Ich verwendete verschiedene, von Herrn Dr. G. Grübler in Dresden bezogene Präparate — aus Rindspankreas hergestellt — als: Pankreatin-Glycerin, Trypsin. sicc., Pancreatin. depurat., und es erwies sich vor allem das letztere außerordentlich wirksam. Eine geringe Menge desselben, in einigen Kubikcentimetern Wasser mit

einer Spur Sodazusatz gelöst, genügte vollkommen zur Freimachung der Sporozoiten im Thermostaten bezw. auf dem geheizten Objekttisch. Ferner wurden Versuche angestellt mit Präparaten vom Pankreas des Kaninchens und auch des Hundes. Zu dem Zwecke präparierte ich unter Assistenz mehrerer Gehilfen an einem Tage in etwa 9stündiger Arbeit die Pankreasdrüsen von 14 gesunden, durch Verbluten getöteten Kaninchen möglichst fettfrei heraus und sandte sie, mit ein wenig Chloroformzusatz, an Herrn Dr. Grübler, ebenso das Pankreas eines mittelgroßen Hundes. Herr Dr. Grübler hatte die Güte, daraus 14 resp. 16 Gramm Trypsin. sicc. e cunic. und Trypsin. sicc. e can. herzustellen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage. Auch diese Präparate waren wirksam.

Ich lasse im Auszuge einige Versuchsprotokolle folgen, wobei ich bemerke, daß die Versuche zuerst alle mit Präparaten der gleichen Coccidienkultur aus dem Inhalte der Gallenblase eines mit Lebercoccidiose behafteten Kaninchens vom 12. September 1901 (Datum der Tötung) angestellt wurden; später folgten noch einige mit Kulturen von Darmcoccidien. Den Versuchen ging eine Prüfung der Präparate auf ihre Eiweiß verdauende und Stärke verzuckernde Wirkung voran.

Versuch vom 24. März 1902. Prot. B. VIII p. 5ff.

Sporenhaltige Cysten vom Inhalte der Gallenblase vom 12. September 1901 + Pancr. depur. Grübler.

8h 40' a. m. in den Thermostaten, Beobachtungen in kürzeren Intervallen jeweils auf dem geheizten Objekttisch.

Bis 11h 50' noch keine Bewegung. (Mittagspause.)

2h p. m. In vielen Cysten die Sporozoiten in lebhafter Bewegung, sowohl innerhalb der Sporocysten als auch frei herumschießend in der Oocyste. Neben einer Cyste ein freier Sporozoit im Gesichtsfelde, ein zweiter begann in dem Moment, wo die Oocyste im Gesichtsfelde eingestellt wurde, durch die Mikropyle herauszutreten; war in 5" frei. Die freien Sporozoiten büßen bald ihre Beweglichkeit ein, werden starr; aber erst nach Stunden werden sie aufgelöst. Präparat über Nacht in den Brutschrank. Am nächsten Morgen in den leeren Oocysten die Schatten der Sporocystenhüllen mit aller Deutlichkeit zu sehen; treten auf Zusatz von Kalilauge stärker hervor, werden aber nicht gelöst. Keine freien Sporozoiten mehr zu sehen.

Ähnliche Befunde mit Tryp. sicc. Grübler und Pankr.-Glycerin, doch beide nicht so stark wirkend, wie Pancr. depur.

Versuch vom 22. April 1902. Prot. B. VIII p. 28.

a) Inhalt der Gallenblase vom 12. September 1901 + Trypsin. sicc. e cunic. 11h 30' Thermostat. 12h 5'. Viele Oocysten leer, zum Teil mit Einrissen, viele freie Sporocysten im Präparate. Austreten einer Sporocyste aus der Oocyste unter dem leichten Drucke des Kompressorium beobachtet. Sie schlüpft unter Einschnürung heraus. Noch kein Austreten von Sporozoiten beobachtet.

4h p. m. Neben vielen intakten Sporocysten auch leere zu sehen; daneben freie, aber nicht mehr sich bewegende Sporozoiten.

b) Diarrhoischer Kot mit sporulierten Cysten vom 14. April 1902 + Trypsin. sicc. e cunic.

9h 40' a. m. Thermostat. Bis 12h keine Bewegung.

12h 30' p. m. in zwei Oocysten die Sporozoiten innerhalb der Sporocysten in Bewegung. Die Bewegungen dauern jeweils 5"—6", dann 25"—40" Pause. Die Beobachtungen abgebrochen. (Herrn Prof. JAQUET demonstriert.)

Versuch vom 17. Juni 1902. Prot. B. VIII p. 30.

Inhalt der Gallenblase des am 9. Juni 1902 getöteten, mit Lebercoccidiose behafteten Tieres. Von den Cysten dieses Gallenblaseninhaltes hat ein ziemlich hoher Prozentsatz sporuliert unter Thymolzusatz.

Inhalt der Gallenblase + Pancr. depurat. GRÜBLER. 8h a. m. Thermostat. 11h 50' Sporozoitenbewegung innerhalb der Oocysten, sowie freie Sporozoiten beobachtet.

Der zuletzt mitgeteilte Versuch hat noch insofern ein besonderes Interesse, als er zeigt, daß die Coccidien sofort nach beendeter Sporulation auch fähig sind, unter entsprechenden Bedingungen eine Infektion hervorzurufen. Die Cysten waren am 9. Juni, nach Entnahme aus dem Tiere, in einem flachen Schälchen unter einer dünnen Schicht Thymolwasser aufbewahrt, also nicht unter die allergünstigsten Bedingungen für die Zeitdauer der Sporulation — wie im Flachtropfen — gebracht worden. Innerhalb 6—7 Tagen war die Sporulation beendet, und am 8. Tage konnte ein Versuch zur Sporozoitenbefreiung mit positivem Erfolge angestellt werden. Einer besonderen Reifung der Sporen bedarf es also nicht.

Die Versuche zur Sporozoitenbefreiung wurden auch auf die Verdauungssäfte des Hundes ausgedehnt. Der Magensaft von Hunden, welcher sehr rasch Fibrin verdaute, erwies sich als vollkommen wirkungslos auf die Oocysten. Von außerordentlich starker und rascher Wirkung war dagegen der Darmsaft, wie das nachfolgende Protokoll ergiebt.

Versuch vom 25. März 1902. Prot. B. VIII p. 11 ff.

Mittelgroßer Hund einige Tage gut gefüttert, durch Verbluten getötet; Dünndarmschleimhaut mit 0,4% HCl verrieben, filtriert; von dem Filtrat — mit „Sekretin" bezeichnet — 7 cm³ in drei Portionen einem anderen Hunde in die Vena jugul. injiziert. Dieser Hund hatte eine Zeitlang sehr reichliches Futter bekommen, die letzten 24 Stunden vor dem Versuche aber gehungert. Die Injektionen wurden unter fortlaufender Registrierung des Blutdruckes in der A. carotis vorgenommen, um die von BAYLISS und STARLING (l. c.) erwähnten Wirkungen auf den Blutdruck zu beobachten. Die nach jeder Injektion zu beobachtenden Drucksteigerungen ließen schon darauf schließen, daß die Wirkung auf die Pankreassekretion eine gute war. Nach halbstündiger Beobachtung das Tier durch Ver-

blnten getötet. Der stark durch Galle gefärbte klare Inhalt des Duodenum und des obersten Teiles des Dünndarms wurde filtriert, das Filtrat als „Pankreas-Sekretinsaft" bezeichnet.

I. „Sekretin" + Inhalt der Gallenblase vom 12. November 1901 am 25. März 1902.

3h 25' p. m. in den Thermostaten.

5h keine Sporozoitenbefreiung, keine Bewegung.

7h keine Sporozoitenbefreiung, auch später nicht.

II. Pankreas-Sekretinsaft + Inhalt der Gallenblase vom 12. November 1901.

3h 20' p. m. in den Brutschrank.

4h 30' auf geheiztem Objekttisch: Lebhafte wälzende Bewegungen der Sporozoiten in vielen Sporocysten; einzelne Sporozoiten schon frei herumschwimmend in den Oocysten. Zurück in den Thermostaten.

5h 10' wieder untersucht. In der Mitte des Kompressoriums, wo mäßig viele Oocysten in relativ großer Menge Verdauungsflüssigkeit liegen, fast sämtliche Oocysten leer, das ganze Gesichtsfeld erfüllt mit freien Sporozoiten. Viele schon abgestorben, andere zeigen die ruckweisen Translationen oder Schlängelungen am Orte. Die leeren Oocysten sind meist intakt, die Sporozoiten haben sie also durch die Mikropyle verlassen. Einige zeigen Einrisse, sowohl an der Mikropyle als an anderen Stellen. Durch diese Risse konnten natürlich auch viele Sporocysten unter dem schwachen Kompressoriumdrucke austreten, daher sehr viele solche frei im Präparat, meist leer, ganz intakt; nur an dem zugespitzten Ende die Mikropyle als deutliches Pünktchen oder Streifchen zu bemerken. An vielen der leeren Sporocystenhüllen die Auflösung des Restkörpers in tanzende Körnchen zu beobachten. Beim Durchmustern des Präparates findet sich eine freie Sporocyste mit den beiden Sporozoiten darin; letztere in lebhafter Bewegung. Die Beobachtung wird abwechselnd geteilt zwischen Prof. M. und Herrn Büchly, der die Güte hat, genaue Skizzen zu entwerfen (Fig. 30a u. b). Austreten der Sporozoiten durch die Mikropyle der Sporocyste. — Die Beobachtung dieses Feldes um 5h 30' unterbrochen, um eine Randpartie des Präparates einzustellen, wo die Coccidiencysten ganz dicht, also in relativ wenig Verdauungsflüssigkeit lagen. Hier waren noch keine freien Sporozoiten, wohl aber ihre Bewegungen innerhalb einiger Cysten zu beobachten. Auch hier aber wurden nach und nach Sporozoiten frei, doch waren 7h 45' noch immer Oocysten mit den innerhalb der Sporocysten sich lebhaft bewegenden Sporozoiten zu beobachten.

Am 26. März 1902 wurde der Versuch mit dem Inhalt der Gallenblase vom 12. November 1901 + Sekretin-Pankreassaft, der über Nacht in kühlem Raume stand, wiederholt. 10h 40' Präparat in Thermostat. 11h noch keine Bewegung, 11h 20' desgl., 11h 35' lebhafte Bewegung, schon freie Sporozoiten im Gesichtsfelde; Austreten derselben durch die Mikropyle der Oocysten mehrmals beobachtet. Der Vorgang vollzog sich etwas langsamer als gestern (Dauer einmal 20", dann 35", dann 55"). Das langsamere Austreten vollzieht sich etwas gleichmäßiger, nur zuletzt mit Ruck heraus. Maße der freien Sporozoiten 12—15 μ lang, 4—5 μ breit.

3h p. m. Noch Bewegungen der Sporozoiten in Oocysten und in Sporocysten, aber viel träger; kein Austreten mehr, sowohl nicht der schon frei in den Oocysten liegenden aus diesen, als auch kein Freiwerden mehr aus Sporocysten.

Am 30. April 1902 wird der Versuch mit zwei Hunden wiederholt, wie oben. Coccidienkultur vom 14. April 1902. Erfolg wie vorstehend geschildert. An vielen Sporozoiten übereinstimmend 15 μ Länge gemessen. Positives Resultat auch mit Trypsin. sicc. e can.

Daß die Wirksamkeit der dem Darme der Kaninchen und der Hunde entnommenen Verdauungssäfte beim Stehen an der Lnft rasch abnimmt, ließ sich in vielen Fällen konstatieren, und zwar sowohl mit den Coccidienknlturen, als mit Verdauungsversuchen in vitro an Fibrin. Der Verlauf der Einwirkung solcher abgeschwächter Verdauungssäfte ist durch obiges Versuchsprotokoll dargestellt. Die Sporozoiten werden langsam frei, aus ihren Sporocysten sowohl als aus den Oocysten. Da ihre Lebensfähigkeit in dem verdauenden Medium bezw. in der von letzterem durchtränkten Cystenflüssigkeit oder Cystengallerte nur eine beschränkte ist, so werden manche von ihnen vor ihrem Austritt ans der Oocyste absterben, ja einige vermögen nicht einmal über das erste Stadium, die Bewegungen in der Sporocystenhülle, hinauszukommen. Man sieht dann bei genügend langer Beobachtungszeit, wie das zuerst lebhafte Durcheinanderkriechen in der Sporocyste, bei dem Bewegungsphase auf Bewegungsphase in ganz kurzen Intervallen folgt, immer langsamer wird, von immer längeren Pausen unterbrochen und in immer kurzdauernderen Zeiten ablaufend. Schließlich hören die Bewegungen ganz auf, es kommt bald zu einem Zerfall des Cysteninhaltes.

Nicht zu verkennen war auch ein Unterschied zwischen den den Tieren entnommenen „Sekretin-Duodenalsäften" und den Lösungen der Pankreaspräparate. Erstere zeigten eine viel raschere und ausgiebigere Wirkung; zumal beim Hundepräparat war dies sehr auffallend, doch auch bei den Kaninchenpräparaten deutlich. Ein Zusatz von Galle zu den Lösungen von Trypsin. sicc. etc. glich diesen Unterschied nicht aus, und ich kann vor der Hand auch nicht angeben, worin er begründet ist. Arbeiten anderer Art haben mich einstweilen an der Fortsetzung der Versuche gehindert.

Ließ sich auf die geschilderte Weise der Einfluß des Pankreassekretes auf die Oocysten mit Deutlichkeit nachweisen nnd damit als Ort für die Sporozoitenbefreiung der obere Teil des Darmtraktus des Wirtstieres festlegen, so lag es nun auch nahe, nicht mehr, wie alle Beobachter bisher gethan, die künstliche Infektion auf Einführung der Coccidien in den Magen zu beschränken. Denn für eine Reihe noch unentschiedener Fragen ist auf diesem Wege kaum eine Antwort zu erwarten. Gerade der oben geführte Nachweis, daß die Sporozoiten im Magen nicht frei werden, giebt die Erklärung dafür, daß für Coccidium cunic. noch keine einzige Beobachtung vorliegt über freie, echte Sporozoiten im Darm, über das Eindringen derselben in das Epithel etc. Vor allem fehlen alle Zeitangaben über den Verlauf dieser Prozesse. Denn bei dem stets

gefüllten Magen der Kaninchen ist es schwer und rein vom Zufall abhängig, den Zeitpunkt für das Töten eines Tieres so zu wählen, daß gerade etwa eine Stunde vorher ein Schub coccidienhaltigen Mageninhaltes ins Duodenum gelangt war. Es wurden daher einer Reihe von Kaninchen die Coccidien direkt in das Duodenum gebracht, und zwar Tieren, welche mit Sicherheit frei von akuter Darm- oder Lebercoccidiose waren.

Zu dem Zwecke wurde in Äthernarkose die Bauchhöhle in der Linea alba geöffnet, der Pylorusteil des Magens mit dem oberen Duodenum hervorgezogen und die 0,8 mm dicke Nadel einer Pravazspritze durch die Darmwand, 1—2 cm vom Pylorus entfernt, in das Lumen eingeführt in einer vom Pylorus abgekehrten Richtung. Darauf wurden 1—2 cm^3 Coccidienreinkultur injiziert, die Eingeweide reponiert und die Bauchwunde durch getrennte Muskel- und Hautnähte geschlossen. Die Operation wurde möglichst aseptisch ausgeführt; für die Instrumente, zum Tupfen etc. wurde nur sterilisierte, warme 0,6 %ige ClNa-Lösung benützt; das Tier war während und nach der Operation in warme Tücher gehüllt. Die Tiere wurden nach Verlauf verschiedener Zeiträume, vom Moment der Injektion an gerechnet, getötet und sofort die Untersuchung des Darminhaltes sowie etwaige Konservierungen ausgeführt.

Als Beispiel sei Versuchsprotokoll vom 29. März 1902 angeführt: (Prot. B. VIII p. 15ff.) Cunicul. geh. 2. Februar 1902. Länge des Tieres 36 cm.

Äthernarkose: 10h 20' Injektion von $1^1/_2$ cm^3 Inhalt der Gallenblase vom 12. November 1901 (Coccidienkultur) in das Duodenum, 2 cm vom Pylorus entfernt. Tier sehr bald nach dem Nähen der Bauchwunde erwacht, in warmen Tüchern am Ofen sehr munter. 11h 20' durch Halsschnitt getötet. [Darmtraktus ziemlich stark gefüllt, unterer Teil in starker Fettverdauung.] Im Inhalt des oberen Duodenum, 4 cm vom Pylorus, viele Oocysten, in denen teils freie, teils noch in den Sporocysten liegende Sporozoiten sich befinden, alle in lebhafter Bewegung. Aus anderen Oocysten die Sporozoiten bis auf einen oder zwei ausgekrochen. Inhalt 5 cm vom Pylorus: wie oben; auch freie Sporozoiten im Gesichtsfeld, desgleichen leere Sporocystenhüllen außerhalb der Oocysten. Der gleiche Befund auch in etwas tieferen Teilen des Duodenum.

Am gleichen Tage (29. März 1902) Cunic. geh. 13. März 1902 (24 cm lang), Äthernarkose. 11h 25' Injektion von 1,5 cm^3 Coccidienkultur vom 12. Novbr. 1901 in das Duodenum, 1 cm vom Pylorus entfernt. Kurz vor der Injektion reichliche Entleerung des Magens in das Duodenum unter starker Erweiterung des Pylorus.

3h 15' durch Verbluten getötet. Ductus choledochus prall mit Galle gefüllt, keine Coccidien darin zu bemerken, ebensowenig im Inhalt der Gallenblase.

Inhalt des Duodenum 1—6 cm vom Pylorus: Ungeheure Mengen großer Fetttropfen. Oocysten mit freien, gestreckten Sporozoiten, doch in mäßiger Anzahl. Leere Oocysten. Freie Sporozoiten nicht entdeckt.

11 cm vom Pylorus. Ähnlich wie oberen Abschnitt, daneben aber sehr viele, anscheinend ganz nnveränderte Oocysten mit den Sporocysten darin.

18 cm vom Pylorus: Ebenso wie bei 11 cm, daneben viele leere Cysten und freie bewegliche Sporozoiten im Gesichtsfeld.

24—26 cm vom Pylorus: Ebenso, viele leere Oocysten mit Rissen.

Dünndarm 42 cm vom Pylorus: Mehrere unveränderte Oocysten mit Sporocysten.

[Die starke Füllung des Duodenum vor der Injektion hat lebhafte Darmbewegungen ausgelöst und damit die injizierte Kulturmenge weithin verteilt.]

Ganz ähnlich waren die Befunde bei einigen weiteren derartigen Versuchen. Sie zeigen, daß — wie in vitro — unter günstigen Umständen die Sporozoiten sehr bald nach dem Verbringen in das Lumen des Duodenum frei werden, daß aber auch eine längere Frist verstreichen kann. Maßgebend ist dafür die Beschaffenheit des Darmsaftes und die Leerheit des Darms bezw. seine Erfüllnng mit Nahrung vom Magen her. Daß die Sporozoiten von hier aus in die Epithelien des Darmtraktus eindringen, ist nach den Befunden der Autoren an von Darmcoccidiose befallenen Tieren nicht zu bezweifeln, ebenso daß sie vom Darm aus durch den Darmgallengang in die Gallengänge der Leber einwandern. Meine eigenen Beobachtungen lassen mir ebenfalls darüber keinen Zweifel, und ich werde im zweiten Teile näheres mitteilen. Hier sei nur soviel bemerkt, daß an all den Tieren, denen in oben geschilderter Weise in das Duodenum Lebercoccidien injiziert worden waren, eine Infektion des Darmepithels konstatiert werden konnte. Präparate des Darmes wurden in Osmiumgemischen fixiert. Näheres darüber werde ich im folgenden ebenfalls mitteilen, doch war die Behandlung fast genau dieselbe, wie ich sie anderen Ortes (01, sowie in der demnächst erscheinenden Encyklopädie der mikroskop. Technik)[1]) beschrieben habe.

Zusammenfassung der Ergebnisse des ersten Teiles.

Die exogene Sporulation des Coccid. cunic. vollzieht sich derart, daß nach wiederholter Kernteilung des Sporonten (der centralen Körnerkugel) primär vier Teilkugeln gebildet werden, die je einen Kern enthalten. Es bleibt immer ein Restkörper (reliquat cystal). Darauf wird aus jeder Teilkugel unter Bildung einer großen Spindel (Pyramide) ein Körperchen (Schneider'sches Körperchen) ausgestoßen. Ob dieses Körperchen von dem Chromatin des Kernes stammt, kann ich nicht angeben. Es folgt darauf rasch die Rück-

[1]) Während des Druckes erschienen: Encyklopädie der mikroskop. Technik. Hrsg. v. Ehrlich, Weigert, Krause, Mosse, Rosin u. a. Urban & Schwarzenberg. Wien 1903. p. 32.

bildung der Pyramiden und Wiederabrundung der Teilstücke zu Kugeln (Sporoblasten); diese werden zu Ellipsoiden, dabei Kernteilung mit folgender Bildung von zwei Sporozoiten. Zugleich Abscheidung einer Membran, Umwandlung der Sporoblasten zu Sporocysten. An dem spitzen Pol jeder Sporocyste eine kleinste Mikropyle. In jeder Sporocyste ein Restkörper (reliquat sporal).

Die Sporozoiten haben ein schmales vorderes Ende, das in eine Spitze ausläuft, im hinteren dicken Ende liegt ein eiförmiger Körper von homogenem Aussehen. Vor ihm liegt der granulierte Kern.

Unter günstigsten Umständen für Luftzutritt ist die Sporulation in ca. 60[h] vollendet; Behinderung des Luftzutritts oder gar Verweilen in einer CO_2-Atmosphäre verzögerte sie sehr. Längerer Aufenthalt in Kohlendioxyd tötet die Cysten; nach kürzerem Verweilen bewirkt es atypischen Verlauf der Sporulation (Zweiteilung etc.).

Der Pankreassaft eines geeigneten Wirtstieres (Kaninchen und Hund) macht die Sporozoiten frei; Magensaft ist wirkungslos. Die Sporozoiten schlüpfen durch Eigenbewegungen erst durch die Mikropyle der Sporocyste, darauf durch die der Oocyste. Die freien Sporozoiten zeigen die bekannten Krümmungs- und Streckbewegungen, oft nur unter Beteiligung des vorderen, verjüngten Endes, sowie geradlinige, ruckweise Translationen. Ob letztere durch Abscheidung von erstarrenden Gallertfäden bewirkt werden, konnte nicht entschieden werden.

Die exogene Sporulation verlief in ganz gleicher Weise bei Coccidien aus der Leber wie solchen aus dem Darme; ebensowenig war beim Freiwerden der Sporozoiten etc. ein Unterschied zu bemerken. Die Unterschiede in der Größe und der Form der einzelnen Oocysten waren bei Leber- und Darmcoccidien in gleicher Weise vorhanden. Weiterhin gelang die direkte Infektion des Darmes mit Coccidienkulturen aus der Leber. Insofern die genannten Umstände in Frage kommen, konnte also kein Unterschied zwischen Leber- und Darmcoccidien (Coccid. ovif. und Coccid. perf.) festgestellt werden.

Litteraturverzeichnis.

Altmann (1894): Elementarorganismen. 2. Aufl. Leipzig 1894.

Balbiani (1884): Leçons sur les sporozoaires. Paris 1884.

Bayliss u. Starling (1902): Über den Mechanismus der sogenannten peripheren Reflexsekretion des Pankreas. Centralblatt f. Physiol. Bd. XV Nr. 23. Vorläuf. Mitteil. 15. Februar 1902.

Bütschli (1889): Protozoen I. Bronn's Klassenordnungen T. 1. Heidelberg 1889.

Eimer, Th. (1870): Die ei- u. kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg 1870.

Handfield, Jones (1846): Examen microscopique d'un foie de lapin alteré. Archives d'anat. génér. et de physiologie. Paris. Janv. 1846. p. 18/19.

Jackson Clarke (1895): A study of coccidia met with in mice. Quarterly Journ. of Microscop. Science. 37. Bd. 1895. p. 277 ff. u. Taf. 30.

Derselbe: Observations on Various Sporozoa. Ebenda p. 285 ff. mit Taf. 31, 32 u. 33.

Kauffmann (1847): Analecta ad tuberculorum et entozoorum cognitionem. Diss. inaug. Berlin 1847.

Lieberkühn (1854): Über die Psorospermien. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1854. p. 1 ff.

Leuckart (1879—86): Die Parasiten des Menschen. II. Aufl. Bd. I 1. Heidelberg 1879—86.

Labbé, Alph. (1896): Recherches sur les Coccidies. Archives de Zool. exp. III. Serie I 4 p. 517 ff.

Derselbe (1899): Sporozoa; das Tierreich, 5. Lieferung: Protozoa, herausgegeben von O. Bütschli. Berlin 1899.

Lühe, M. (1900): Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Zusammenfassende Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der Malariaparasiten und ihrer nächsten Verwandten. Jena 1900.

Metzner, R. (1894): Beiträge zur Granulalehre. I. Kern und Kernteilung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1894.

Derselbe (1901): Untersuchungen an Megastoma enter. Grassi aus dem Kaninchendarm. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie LXX. Bd. 1901.

Nasse (1843): Über die eiförmigen Zellen der tuberkelähnlichen Ablagerungen in den Gallengängen der Kaninchen. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1843. p. 209 ff.

Pfeiffer, L. (1888): Beitrag zur Kenntnis der pathogenen Gregarinen. III. Zeitschr. f. Hygiene Bd. V p. 363 ff.

Derselbe (1891): Die Protozoen als Krankheitserreger. 2. Aufl. Jena 1891.

Pfeiffer, R. (1892): Beitrag zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Berlin, Hirschwald 1892.

Podwyssodzki (1895): Zur Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme als Zellschmarotzer. Bibl. medica DII p. 4. Kassel 1895.

Rayer (1846): Oeufs de distomes en quantité innombrable dans les voies biliaires du lapin domestique, sans distomes dans les mêmes parties. Arch. d'anat. et de physiol. 1846. p. 20.

Remak, R. (1845): Diagnostische u. pathogenetische Untersuchungen. Berlin 1845.

Rieck, M. (1889): Sporozoen als Krankheitserreger bei Haustieren. Dtsche. Zeitschr. f. Tiermedizin u. vergleich. Pathologie. XIV. Bd. p. 52 ff.

Rivolta, Seb. (1877): Delle cellule oviformi dei villi del cane. Studi fatti nel gabinetto di anat. patholog. della R. scuola sup. veterin. di Pisa. 1877. p. 42 ff.

Derselbe (1877): Ancora delle cellule oviformi e specialmente di quelle con nucleo in Segmentazione, dei villi del cane. Ebenda p. 85 ff.

Schaudinn, Fr., u. Siedlecki, M. (1897): Beitrag zur Kenntnis der Coccidien. Verh. dtsch. zool. Gesellschaft 1897. p. 192—193.

Schaudinn, Fr. (1900): Über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. XIII. Bd. Fol. 2. Jena 1900.

Derselbe (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud. Der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte. XVIII. Bd. Fol. 3. Berlin 1902.

Schmidt, Max (1876): Die Krankheiten der Nagetiere. Deutsche Zeitschr. f. Tierheilkunde Bd. II. 1876. p. 29 u. 395.

Schneider, Aimé (1875): Grégarines des Invertebrés (Archives de zool. expérim. I. Série IV. Bd. 1875. p. 493 ff.

Derselbe (1881): Sur les Psorospermies oviformes ou coccidies. Ebenda. I. Série Bd. IX 1881. p. 397 ff.

Derselbe (1882): Contribution à l'étude des Gregarines. Ebenda Bd. X. 1882. p. 423 ff.

Derselbe (1892): Coccidies nouvelles ou peu connues. Tablettes zoologiques II. Bd. Poitiers 1882. p. 1 ff. u. Taf. I—VI.

Schewiakoff, W. (1894): Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie V 58. 1894.

Schuberg, A. (1895): Die Coccidien aus dem Darme der Maus. Verh. d. Naturh. Med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. V. 1895. p. 369 ff.

Simond, P. L. (1897): L'évolution des Sporozoaires du genre coccidium. Annales de l'Institut Pasteur. 11ième Année. T. XI Nr. 7 p. 545 ff. 1897.

Stieda (1865): Über Psorospermien der Kaninchenleber. Virchow's Arch. 1865. Bd. 32. p. 132 ff.

v. Wasilewski (1896): Sporozoenkunde. Jena, Fischer, 1896.

Zürn (1878): Die kugel- und eiförmigen Psorospermien. Vortr. f. Tierärzte. 1878. Redig. von Pflug.

Derselbe (1879): Die Ohrenkrankheiten der Kaninchen. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin u. Vergl. Pathol. Bd. I p. 281. 1879.

Figurenerklärung.

Tafel II.

(Tubuslänge 160 mm.)

Fig. 1 u. 2. Reife, normale Oocysten aus der Gallenblase resp. aus Leberknoten von Lep. cunic. Zeiss. homog. Imm. 3 mm. Ap. 1,30. Comp. Oc. 8 u. 12.

Fig. 3. Unreife Cyste aus Dünndarminhalt von Cunic. Reichert, Obj. 6. Comp. O. 8.

Fig. 4—17. Sporulationsformen von Cysten aus der Gallenblase und aus dem Kote von Lep. cunic. Nach Prot. v. 10.—14. April 1902.

Fig. 4. „Ballungsstadium" (2h 20') } Zeiss, homog. Imm. 3 mm. Ap. 1,30. C. O. 8 u. 12.
Fig. 5. Die gleiche Cyste wie Fig. 4 (2h 40'). Vier Teilkugeln deutlich. }

Fig. 6—12 stammen von der gleichen Cyste. Präp. aus Kot von Cunic. Bildung und Rückgang der Pyramiden. Es sind nicht in allen Zeichnungen sämtliche Pyramiden ausgeführt; die Vorgänge spielen sich zu rasch ab, als daß man sämtliche vier Pyramiden beobachten könnte. Sämtlich gez. mit Leitz, homog. Imm. $^1/_{12}$ C. O. 8 u. 12.

Fig. 6—8. Bildung der Pyramiden. Die unter den Figuren stehenden Zeiten beziehen sich auf den Beginn des Zeichnens des betr. Stadiums.

Fig. 9. Stadium der vollkommenen Entwicklung.

Fig. 10—12. Rückbildung der Pyramiden.

Fig. 13. Von einer anderen Cyste im Gesichtsfelde, Stadium der vollzogenen Rückbildung mit den Ausstoßungsspuren der Schneider'schen Körperchen; zeitlich etwa wie Fig. 12.

Fig. 14. Cyste aus Leberknoten. Ovale Sporoblasten, gebildet nach dem Pyramidenrückgang. Zeiss, homog. Imm. 2,0. 1,30. C. O. 6 u. 8.

Fig. 15. Cyste aus Gallenblase. Übergang der Sporoblasten in Sporocysten. Membranbildung mit Abstutzung an einem Pole (Mikropyle). Reichert, homog. Imm. $^1/_{12}$ C. O. 8.

Fig. 16. Cyste a. d. Gallenblase. Enthält Sporocysten mit Sporozoiten. Zeiss, homog. Imm. 2,0. 1,30. C. O. 8.

Fig. 17. Wie 16, aber längere Zeit nach vollendeter Sporulation in feuchtem Medium aufbewahrt.

Fig. 18—23. Abnorme Sporulationsformen aus CO_2-Präparaten. Seibert, Obj. V Ocul. II und Reichert, Apochr. 4 mm C. O. 8.

Fig. 24. Cyste aus Gallenblase mit vielen degener. Formen. Abnormes Pyramidenstadium; Cystenwand runzelig. Reichert, Apochr. 4 mm C. O. 12.

Fig. 25—31. Mobilisierung und Austreten der Sporozoiten und Sporocysten aus den Oocysten und von Sporozoiten aus den Sporocysten unter dem Einflusse von Verdauungssäften.

Fig. 25. Austreten einer intakten Sporocyste durch Druck auf das Deckglas, nach dreistündiger Einwirkung von Pankreatinglyzerin. (Kultur vom Inhalt der Gallenblase.) Reichert, Apochr. 4 mm C. O. 8.

Fig. 26. Normal sporulierte Coccidiencyste a. d. Gallenblase; nach 16stündiger Einwirkung von schwach verdünntem Duodenalsaft.

In einer Sporocyste war noch ein Sporozoit, der lebhafte Bewegungen ausführte, unter Herumrollung des Restkörpers. Nur diese Sporocyste in flüchtiger Kontur gezeichnet, ebenso nur die Kontur der Oocyste markiert. a—d. Zeiss, homog. Imm. 2,0. 1,30. C. O. 8.

Fig. 27. Cyste von Gallenblasenkultur. Einwirkung von Duodenalsaft. Alle Sporozoiten haben die Oocyste verlassen, bis auf einen. Daneben flüchtig angedeutet die leeren Sporocysten mit den Restkörpern. Zeiss, homog. Imm. 3,0. 1,30 O. O. 8 u. 12.

Fig. 28. Cyste aus der gleichen Kultur wie 27. Einwirkung von Pancreat. depurat. Grübler in alkal. Lösung. Moment festgehalten des Durchschlüpfens eines Sporozoiten durch die Mikropyle der Oocyste; neben letzterer ein freier Sporozoit, der vorher ausgeschlüpft war und wie der durchtretende aus der oberen, bis auf den Restkörper leeren Sporocyste stammt. Die anderen drei Sporocysten enthalten noch die lebhaft sich bewegenden Sporozoiten. Zeiss, homog. Imm. 3,0. 1,30. C. O. 8.

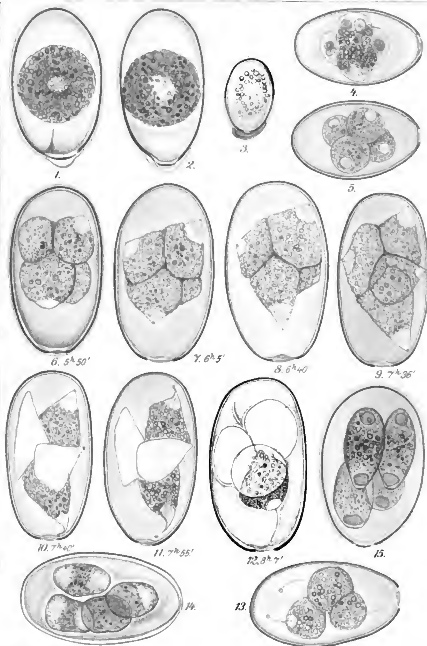
Fig. 29. Cyste wie 28. Einwirkung von „Sekretin"-Duodenalsaft. Cyste mit Schatten. Sporocystenhüllen nach Ausschlüpfen der Sporozoiten und Auflösung der Restkörper. In Kali caust.

Fig. 30. Cyste wie 29, ebenso der gleiche Verdauungssaft. Zeiss, homog. Imm. 1,30. 2,0. C. O. 8 u. 12.

a) Aus der Oocyste durch Druck ausgetriebene Sporocyste mit lebhaft sich bewegenden Sporozoiten, die dann plötzlich rasch hinter einander durch die am zugespitzten Cystenende befindliche kleine Mikropyle austraten.

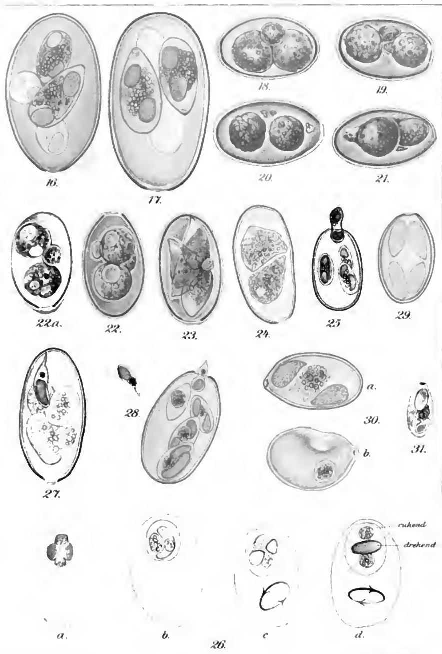
b) Die gleiche Sporocyste ohne Sporozoiten mit Restkörper. Mikropyle deutlich zu erkennen, ebenso die Abhebung der gallertigen Innenmasse von der eingedrückten Cystenwand (der homog. Inhalt ist auf der Lithographie zu dunkel geraten).

Fig. 31. Cyste wie 30. Einwirkung von Trypsin. e cunic. Grübler in alkal. Lösung. Freie Sporocyste, durch leichten Druck aus der Oocyste ausgetrieben. Reichert, Apochr. 4 mm C. O. 8.



W Buchly, L Baumeister u. R Metzner gez

Verlag von Gusta



Fischer in Jena

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien.

Von

Hermann Nicolaus Maier,

Assistent an der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland.

(Hierzu Tafel III u. IV.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

So gut wir auf der einen Seite über die feineren Strukturverhältnisse bei den Flimmerzellen der Metazoen, hauptsächlich über die Verbindung der Cilien mit dem Zellenleibe, nnterrichtet sind, so unvollständig ist auf der anderen Seite unser Wissen über den feineren Bau des Wimperapparates der Protozoen, speziell der Infusorien.

Die eingehenden Untersuchungen Engelmann's (1880) sind es vor allem, denen wir unsere Kenntnis von der Cilieninsertion bei den Flimmerzellen der Metazoen verdanken. Durch seine grnndlegende Arbeit wurde der Anstoß zu einer großen Zahl anatomischer und physiologischer Untersnchungen über die Wimpereinrichtungen gegeben. Es gelang bald, nach Engelmann's Vorgange bei den Flimmerzellen aus den verschiedenen Abteilungen der Metazoen nachzuweisen, daß die Cilien aus kleinen, regelmäßig in einfacher Schicht an der Zellperipherie gelagerten Körnchen ihren Ursprnng nehmen. Diese Körnchen wurden von Engelmann „Fußstücke“ genannt; jetzt ist die von Apáthy (1897) aufgestellte Bezeichnung „Basalkörperchen“

die gebräuchlichere[1]) für diese Gebilde an der Wimperbasis geworden.

In den letzten Jahren erhielt nun die Frage über die Natur dieser Basalkörperchen, vor allem über deren Funktion und Entstehung, ein eigenartiges Gepräge dadurch, daß sie mit der Centrosomenfrage in Beziehung gebracht wurde. Im Jahre 1898 gelangten nämlich fast gleichzeitig v. Lenhossék (1898 a) und Henneguy zu der Ansicht, daß wir in den Basalkörperchen Derivate der Centrosomen zu erblicken haben. Es erschienen nun zahlreiche Arbeiten für und gegen diese Hypothese, und auch jetzt ist die Frage über die Herkunft der Basalkörperchen noch nicht endgültig entschieden.

Es war daher von Interesse, von einer anderen Seite her einiges Licht auf diese Streitfrage zu werfen. Zu diesem Zwecke schlug mir Herr Professor Dr. Blochmann eine Untersuchung über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien vor. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen, die im Verlaufe des Jahres 1901 auf dem zoologischen Institut der Universität Tübingen ausgeführt wurden, sind in dieser Arbeit niedergelegt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Blochmann, meinen aufrichtigen Dank für das mir stets entgegengebrachte Wohlwollen auszudrücken. Er hat von Anfang an diese Arbeit mit regem Interesse verfolgt und mir in schwierigen Fragen jederzeit seinen bewährten Rat zu teil werden lassen. Auch Herrn Professor Dr. Hesse fühle ich mich für seine vielfache Unterstützung zu großem Danke verpflichtet.

Ehe ich an die Darstellung meiner Resultate selbst herangehe, möchte ich einige Bemerkungen über die Art der Behandlung der zu untersuchenden Frage vorwegnehmen.

Es sollen zunächst einige Worte über die angewendeten Untersuchungsmethoden vorausgeschickt werden. Die Arbeit selbst teile ich sodann in einen speziellen und einen allgemeinen Teil.

In dem speziellen Teile will ich bei jeder von mir untersuchten Infusorienform in einem besonderen Abschnitt meine Ergebnisse über den „Wimperapparat“ schildern. Daran schließt sich dann noch jedesmal ein Abschnitt über „Morphologisches“, in welchem verschiedene Beobachtungen über den Körperbau des betreffenden Tieres,

---

[1]) Die von Webber (1897 b) stammende und von Studnička (1899) in die tierische Histologie eingeführte Bezeichnung „Blepharoplasten“ möchte ich aus später (cfr. p. 148) zu erwähnenden Gründen nicht anwenden.

die sich im Verlaufe meiner Untersuchungen gewissermaßen nebenbei ergaben, angeführt werden sollen. Bei der Beschreibung der einzelnen Infusorien halte ich mich im großen Ganzen an die systematische Reihenfolge, indem ich zunächst holotriche, dann heterotriche, ferner hypotriche und schließlich peritriche Formen schildern will. Innerhalb der einzelnen Ordnungen aber weiche ich manchmal von der Systematik ab. So stelle ich z. B. an die Spitze meiner Einzelbeschreibungen die Befunde bei Opalina, weil sich bei dieser Form die zu schildernden Wimpereinrichtungen am einfachsten darstellen lassen.

In dem allgemeinen Teile meiner Arbeit sollen in einem ersten Abschnitt die verschiedenen Wimperapparate der Infusorien behandelt und daran eine Vergleichung der in dieser Arbeit gewonnenen Resultate mit den Befunden an anderen bewimperten Zellen angeschlossen werden. Ein zweiter Abschnitt soll sich sodann speziell mit den Basalkörperchen und zwar besonders mit ihrer Funktion und ihrer Entstehung befassen.

Untersuchungsmethode.

Das diesen Untersuchungen zu Grunde liegende Material stammt teils aus Tümpeln, Wassergräben, Brunnen und Altwassern in der Umgebung von Tübingen, teils aus zu diesem Zwecke angelegten Heuinfusionen, teils aus dem Rectuminhalt von Amphibien.

Bei der Untersuchung im Leben verfuhr ich in der für das Studium der Protozoen üblichen Weise, indem ich die Tiere mit einem Tropfen Wasser auf den Objektträger brachte und durch vorsichtiges Aufdrücken eines mit „Wachsfüßchen“ versehenen Deckgläschens festlegte. Durch Abtöten mit Osmiumsäuredämpfen und nachherige Behandlung mit fünfprozentiger Sodalösnng nach der von Schewiakoff (1889, p. 7) vorgeschlagenen Methode wurde das Studium der Wimpereinrichtungen oft wesentlich erleichtert. In denjenigen Fällen aber, wo es sich nm die Feststellung der Beziehungen der Wimperapparate zum Plasmaleibe handelte, reichte diese Methode nicht aus, und ich war genötigt, zu diesem Zwecke Mikrotomschnitte anzufertigen; ihnen verdanke ich in erster Linie die gewonnenen Resultate.

Die Fixierung geschah bei größeren Infusorien, die mit unbewaffnetem Auge noch sichtbar waren, so, daß ich dieselben einzeln mit der Pipette fing und in die Fixierungsflüssigkeit brachte, bis sich eine größere Menge der Tiere am Boden des Gefäßes angesammelt

hatte. Bei kleineren Arten verfuhr ich dagegen in der Weise, daß ich einen Teil des Wassers, resp. der Infusion mit der gleichen Quantität Fixierungsflüssigkeit versetzte und diese Mischung mit einer kleinen Centrifugalmaschine ausschleuderte, wodurch sich am unteren Ende des Gläschens ein aus den abgetöteten Tieren bestehendes Sediment bildete. Als Fixierungsflüssigkeit leistete mir die besten Dienste kalter Sublimatalkohol (1 Teil Alk. abs. auf 2 Teile einer 5%igen Lösung von Sublimat in 0,6%iger Kochsalzlösung). Wo es sich um eine gute Darstellung der plasmatischen Strukturen handelte, wurde die starke FLEMMING'sche Lösung mit bestem Erfolge angewendet.

Zur Härtung wurden die fixierten Tiere mit der Pipette von oben her in ein ca. 10—15 mm langes und ca. 2—3 mm weites Glasröhrchen, dessen unteres Ende durch einen Pfropf von Farnkrautwolle verschlossen war, eingefüllt und dann auch das obere Ende des gefüllten Röhrchens auf dieselbe Art geschlossen. Nun wurde das Glasröhrchen in der üblichen Weise zunächst in 30%igen Alkohol und bei allmählicher Steigerung des Prozentgehaltes schließlich in absoluten Alkohol übergeführt. Von da kam es in Chloroform, Chloroformparaffin und endlich in reines, geschmolzenes Paraffin, wobei es senkrecht aufgestellt und der obere Farnkrautwollepfropf weggenommen wurde, um das Entweichen der Chloroformdämpfe zu ermöglichen. So blieb es einige Zeit im Wärmeschrank stehen.

Die Einbettung ging in folgender Weise vor sich. Das Glasröhrchen wurde aus dem Wärmeschrank herausgenommen und das Paraffin in ihm erstarren gelassen. Mit Hilfe eines zurechtgeschnittenen Holzstückchens (Streichholz) wurde dann der Inhalt des Röhrchens aus diesem herausgedrückt, wenn nötig, unter schwacher Erwärmung in der Hand. Auf diese Weise hatte ich einen kleinen Paraffincylinder, der die zu untersuchenden Tiere in großer Menge enthielt. Inzwischen wurde in ein Uhrschälchen geschmolzenes Paraffin ausgegossen und erkalten gelassen. In dem erstarrten Paraffin wurde dann vermittelst eines heißen Metalldrahtes längs einer Linie das Paraffin flüssig gemacht, in dasselbe der die Tiere enthaltende Paraffincylinder eingelegt und das Ganze erkalten gelassen. Ich konnte nun mein Material in üblicher Weise in Form eines prismatischen Blocks aus diesem Paraffin herausschneiden und in das Mikrotom einspannen. Von dieser Methode der Einbettung wurde Gebrauch gemacht, wenn die zu untersuchenden Infusorien sehr klein waren. Es wurden dann von dem Paraffinblock eine Anzahl Schnitte hergestellt, und man konnte bei der ungeheuren Menge von Tieren, die auf einem Schnitte getroffen waren, mit einiger Sicherheit darauf rechnen, daß

sie in jeder Richtung, vor allem aber einige quer und längs geschnitten wurden. Bei größeren Infusorien wurden die Tiere mit Erfolg einzeln eingebettet. Zu diesem Zwecke wurde der vom Paraffin durchdrungene Inhalt des Glasröhrchens in eine mit geschmolzenem Paraffin angefüllte Uhrschale ausgeleert. Dann wurden die einzelnen Tiere unter dem Präpariermikroskop orientiert, wobei Sorge zu tragen war, daß das Paraffin während dieser Manipulation nicht erstarrte. Die Orientierung gelang nach einiger Übung meist sehr gut, so daß ich im stande war, auf diese Weise Schnittserien in jeder Richtung herzustellen. Die Dicke der Schnitte betrug fast durchweg 1 μ und 3 μ; dickere Schnitte wurden nur ausnahmsweise dann angefertigt, wenn es sich darum handelte, Übersichtsbilder zu erhalten.

Zur Färbung benutzte ich fast ausschließlich das Heidenhain-sche Eisenhämatoxylin nach Vorfärbung mit Bordeaux-R. Ich verfuhr dabei so, daß ich die mit destilliertem Wasser auf den Objektträger aufgeklebten Schnitte 6 Stunden lang in eine schwache Bordeaux-R.-Lösung brachte und dann mit Wasser abspülte. Hierauf wurden sie 12 Stunden in einer 3 %igen Eisenalaunlösung gebeizt, dann 10 Minuten in fließendem Leitungswasser abgewaschen und auf 24 Stunden in Heidenhain'sches Hämatoxylin übergeführt. Das Differenzieren geschah unter dem Mikroskop (Zeiss, Oc. 6 und 12, Obj. C und D) mit derselben 3 %igen Eisenalaunlösung. Wenn der gewünschte Grad der Differenzierung erreicht war, wurden die Schnitte ca. 20 Minuten in Leitungswasser ausgewaschen, dann in 30 % Alkohol und weiter bis zu absolutem Alkohol gebracht, in Xylol aufgehellt und in Dammarharz eingeschlossen. — Außerdem wurde häufig eine Vitalfärbung mit einer schwachen Neutralrotlösung (0,001 %ig, nach Pütter, 1900) angewendet, wodurch sich gewisse Plasmagebilde besonders gut darstellen ließen.

Spezieller Teil.

Opalina Purk. und Val.

Fig 1a—c.

Wimperapparat: Die im Enddarm von Rana temporaria L. parasitierende Opalina ranarum Stein läßt schon im Leben eine regelmäßige, schwach schraubenförmige Längsstreifung ihrer stark abgeplatteten Seitenflächen erkennen. Diese Längsstreifung rührt von feinen Furchen her, in welchen die sehr dicht stehenden, den

Körper gleichmäßig bedeckenden Cilien angeordnet sind. Auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Oberflächenschnitten fand ich nun im Verlaufe der Cilienfurchen je eine Reihe tief schwarz gefärbter Körperchen (Fig. 1 a, B). Über die Natur dieser Körperchen geben uns Schnitte, die parallel (Fig 1 b) oder noch besser senkrecht (Fig. 1 c) zu den Cilienfurchen ausgeführt worden sind, Aufschluß. Man findet dort, daß aus jedem der genannten schwarzen Körperchen (B) eine Cilie (C) ihren Ursprung nimmt. Demnach haben wir hier Gebilde vor uns, welche den bei den Flimmerzellen der Metazoen schon lange bekannten „Fußstückchen" Engelmann's (1880) oder, wie wir sie nach dem Vorgange Apáthy's (1897) nennen wollen, „Basalkörperchen" entsprechen. Die Form dieser Basalkörperchen ist bei Opalina ranarum Stein etwa eiförmig. Sie liegen im Corticalplasma (Co) an dessen Grenze gegen das äußere Ektoplasma (P + Al). Wie aus Fig. 1 b und 1 c hervorgeht, läßt sich die Cilie bis an das zugehörige Basalkörperchen in die Tiefe verfolgen; sie durchsetzt also einen Teil des Ektoplasmas. Diese Thatsache hatte schon Zeller (1877, p. 377) richtig erkannt; er schreibt nämlich von den Cilien, „daß sie unmittelbar aus dem Protoplasma der Rindenschicht hervorgehen und zwischen den Muskelfasern nach außen hindurchdringen". Später (Bütschli 1889, p. 1325) wurde die Durchbohrung des äußeren Ektoplasmas durch die Cilien bestritten, ist aber in neuerer Zeit von Tönniges (1898, p. 129) wieder bestätigt worden. Dieser Untersucher erwähnt auch (p. 128) „die kleinen, sich dunkler färbenden Punkte der Längsreihen", welche „die Basen der Wimpern darstellen". Wahrscheinlich lagen ihm hier die Basalkörperchen vor; doch spricht er selbst darüber sich nicht aus und zeichnet auch in seiner schematischen Textfigur nichts von solchen Gebilden. Nach Tönniges (p. 129—130) verlaufen „dicht unter der Pellicula sich kreuzende Fibrillen, auf deren Knotenpunkten die Wimpern stehen und deren Kontraktion vermutlich die Bewegung der Wimpern verursacht". Von einer solchen Einrichtung an der Basis der Cilien konnte ich nichts wahrnehmen. Auch scheint mir die Erklärung des Wimpermechanismus durchaus verfehlt. Darnach müßten die Cilien als starre Borsten durch Zugwirkungen an ihrer Basis passiv bewegt werden, während sie doch anerkanntermaßen eine autonome, also aktive Bewegung aufweisen, die auf einen Reiz von seiten des Plasmas zu erfolgen scheint.

Morphologisches: Über den Bau der verschiedenen Plasmaschichten des Opalinenkörpers möchte ich einige Bemerkungen anfügen. Was zunächst das Ektoplasma betrifft, so lassen sich hier

deutlich zwei Schichten unterscheiden. Die äußere Ektoplasmalage (P + Al) besitzt eine Mächtigkeit von ungefähr $^{3}/_{4}$ μ und erscheint durchaus homogen (Fig. 1 c); die scheinbare Streifung auf der Fig. 1 b verdankt ihre Entstehung den dichtstehenden Cilien, welche diese Oberflächenschicht durchbohren, und ist nicht etwa auf einen alveolären Bau zurückzuführen, wie deutlich ein Vergleich mit Fig. 1 c zeigt. Zuerst glaubte ich, in dieser äußeren Ektoplasmaschicht eine besonders starke Pellicula erblicken zu müssen. Allein das Studium anderer, ähnlichen Bau aufweisender Ciliaten (Nyctotherus) brachte mich zu der Ansicht, daß die in Frage stehende Ektoplasmalage der Pellicula und Alveolarschicht anderer Infusorien entspreche. Ähnliches vermutete auch Bütschli (1889, p. 1264) bei mehreren Ciliaten mit sog. „dicker Membran" (Nyctotherus, Balantidium, Dasytricha, Discophrya und auch Opalina), glaubte aber, daß wohl in allen diesen Fällen der Nachweis einer charakteristischen, wabig gebauten Alveolarschicht gelingen werde. Daß eine solche aber bei Opalina und, wie wir später sehen werden, auch bei Nyctotherus nicht vorhanden ist, glaube ich nach meinen Untersuchungen sicher annehmen zu dürfen.

Nun noch einige Worte über die eigentümliche Oberflächenstruktur dieser äußeren Ektoplasmaschicht! Wie unser Flächenschnitt (Fig. 1 a) zeigt, verlaufen zwischen je zwei Cilienfurchen zwei bis drei zu diesen parallele Furchen (F). Dadurch entstehen zwischen den Cilienreihen jedesmal drei bis vier Längsleisten. Der Querschnitt (Fig. 1 c), auf dem sich jede solche Längsleiste als papillenförmiger Fortsatz darstellt, erhält somit ein zinnenartiges Aussehen. Die einzelnen Längsleisten besitzen noch eine äußerst zarte oberflächliche Querstrichelung (Fig. 1 a), wodurch das ganze Bild sehr kompliziert wird. Die besprochene Ektoplasmaschicht faßte Zeller (1877, p. 354, 377) als eine Lage eng an einander schließender „äußerst feinkörniger muskulöser Bänder" auf, die er durch Behandlung mit verdünnter Essigsäure von einander zu trennen vermochte. Sie sollten den Körper nach außen bedecken, während eine „Cuticula" ganz fehle. Bütschli (1889, p. 1264) wies mit Recht darauf hin, daß diese Lage muskulöser Bänder gerade die vermißte „Cuticula" vorstelle und an Myoneme nicht zu denken sei. Das „äußerst feinkörnige Ansehen" und die von Zeller erwähnte Beobachtung, daß sich die zu einem zwischen zwei Cilienreihen befindlichen Körperstreifen entsprechenden Bänder noch „ein-, wohl auch zweimal" spalten lassen, dürfte vielleicht auf die oben beschriebene, feine Oberflächenstruktur dieser äußeren Ektoplasmaschicht zurückzuführen sein.

Die innere Ektoplasmalage (Co), zu deren Betrachtnng wir uns nun wenden wollen, stellt eine 3—4 μ mächtige Schicht feinwabig gebauten Plasmas vor und ist gegen das äußere Ektoplasma durch eine scharfe Linie (Fig. 1 c) abgegrenzt. Wir haben sie als Corticalplasma anzusprechen. Dafür spricht neben ihrem direkten Übergang in das Endoplasma ihr Mangel an Inhaltskörpern, vor allem an Kernen, was ja nach Bütschli (1889, p. 1277) nnter anderem als Charakteristikum für das corticale Ektoplasma gilt. Dieses Corticalplasma wurde schon von Zeller (1877, p. 355) als besondere Plasmaschicht unterschieden und als „Rindenparenchym" bezeichnet; nach ihm besteht es „aus einem völlig homogenen glashellen Protoplasma". Ich kann dagegen die Vermutung Bütschli's (1889, p. 1278), daß es sich hier, wie bei allem Corticalplasma, um einen sehr feinwabigen, alveolären Bau handle, vollkommen bestätigen. Wenn aber Tönniges (1898, p. 129) in seiner schematischen Textfigur diese Ektoplasmaschicht sehr grobvacuolär (an das Protoplasma von Pflanzenzellen oder an das Endoplasma mancher Infusorien, z. B. Bursaria oder Spirostomum erinnernd) zeichnet, während er das Endoplasma feinwabig darstellt, so stimmen hiermit meine Untersuchungen nicht überein. Ich fand, wie das auch meine Figuren (1 b und 1 c) erkennen lassen, das Corticalplasma stets ebenso feinwabig gebaut, wie das Endoplasma, und von diesem lediglich durch den Mangel an Inhaltskörpern unterschieden.

Das Endoplasma (En) ist, wie schon erwähnt, feinwabig gebaut und reich an Inhaltskörpern. Diese sind von zweierlei Art. Vor allem fällt die große Menge der 2—3 μ großen „eigentümlichen, scheibenförmigen Körperchen" (J) Zeller's (1877, p. 355) auf, die von Tönniges (1898, p. 130—132) genauer beschrieben wurden. Sie liegen parallel den abgeplatteten Seitenflächen im ganzen Endoplasma in großer Anzahl. Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich tief schwarz und erscheinen vollständig homogen; eine wabige Struktur, wie sie Tönniges (1898, p. 131) für diese Körperchen feststellte, konnte ich nicht wahrnehmen. Außer diesen Gebilden befinden sich im Endoplasma die zahlreichen Kerne (K). Diese besitzen einen Durchmesser von ca. 6 μ und liegen gleichmäßig durch das ganze Endoplasma zerstreut, wie auch Zeller (1877, p. 355) fand und Tönniges (1898, p. 129) in seiner Textfigur abbildete, während sie nach Bütschli (1889, p. 1500) „über die gesamte Oberfläche in einfacher Schicht gleichmäßig verteilt" sein sollen, was jedoch der Wirklichkeit nicht entspricht.

Prorodon Ehrbg.

Fig. 2a—d.

Wimperapparat: Der Körper von Prorodon teres Ehrbg. zeigt eine deutliche Längsstreifung, die dadurch zu stande kommt, daß Furchen meridional vom Munde bis zum Hinterende verlaufen. In diesen Furchen sind die Cilien eingepflanzt. Ein Oberflächenbild (Fig. 2a) zeigt im Verlaufe dieser Cilienfurchen je eine Reihe von Basalkörperchen (B), die durch Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbt sind. Über die Lage derselben im Plasma giebt der Querschnitt Fig. 2b Anfschluß. Man sieht dort, daß in den den Cilienfurchen entsprechenden Einkerbungen die Cilien die Pellicula (P) und Alveolarschicht (Al) durchsetzen, um zu dem an der äußeren Grenze des Corticalplasmas (Co) gelegenen Basalkörperchen zu gelangen. Bei dieser Durchbohrung der Alveolarschicht verläuft die Cilie innerhalb einer Alveolarkante. Das eiförmige Basalkörperchen liegt an der einen Seite des Kanales (Km), in welchem das Myonem sich befindet, und zwar immer auf derselben Seite (in unserer Figur 2b rechts). In der Umgebnng des Mundes (Fig. 2c, Mu), wo das Ektoplasma sehr stark verdickt ist, was hauptsächlich auf eine Verlängerung der Waben der Alveolarschicht zurückzuführen ist, liegen die Basalkörperchen in den Alveolarkanten.

Bezüglich der Mundbewimperung giebt Schewiakoff (1889, p. 13) von Prorodon teres Ehrbg. an: „Am vorderen Körperpole befindet sich ein elliptisches Mundfeldchen, welches dichter als der übrige Körper gestreift und bewimpert ist.“ Ein solches besonders ausgebildetes Mundfeldchen konnte ich nicht wahrnehmen. Meine Fig. 2a zeigt deutlich, daß die Cilienreihen ununterbrochen zur Mundöffnung verlaufen und eine feinere Streifung und dichtere Bewimperung des Mundpoles nur dadurch zu stande kommt, daß die Cilienreihen gegen den Mund konvergieren. Dieselben Verhältnisse finden wir natürlich auch am Hinterende, wodurch hier ebenfalls eine stärkere Bewimperung auftritt. Von einer Vermehrung der Cilienreihen oder einem Dichterstehen der Cilien innerhalb der einzelnen Reihen ist aber am Mundpole ebensowenig als am Hinterende die Rede, wie aus der Fig. 2a klar hervorgeht.

Morphologisches: Zunächst einige Worte über den Bau des Ektoplasmas von Prorodon teres Ehrbg. Eine äußerst feine Pellicula (P) begrenzt den Körper nach außen. Sie wird wohl einfach von den äußeren Wänden der Waben der Alveolarschicht gebildet. Unter ihr liegt die von Schewiakoff (1889, p. 13) sehr zutreffend

geschilderte Alveolarschicht (Al), d. h. eine einfache Schicht parallel gestellter Waben. Die Alveolarkanten sind stark verdickt und erwecken bei der Ansicht von der Fläche den Eindruck von Punkten. Wenn die sehr zarte äußere Wand der Alveolen, d. h. die Pellicula, zerstört ist, wie das beim Abtöten mitunter passiert, so sieht die Oberfläche eines solchen Tieres aus, als ob der ganze Körper von kleinsten Stacheln bedeckt wäre. Diese letzteren entsprechen den Alveolarkanten, wie an guten Schnitten leicht zu erkennen ist. Es verlaufen zwischen je zwei Cilienfurchen, d. h. in einem Rippenstreifen, drei bis vier Reihen von Alveolen, wie aus Fig. 2b hervorgeht. In der Umgebung der Mundöffnung zeigt, wie schon erwähnt, das Alveolarplasma einen besonderen Bau. Die Waben sind hier bedeutend höher und anscheinend schmäler. Die Alveolen setzen sich nicht in den Cytopharynx fort, was auch SCHEWIAKOFF (1889, p. 14) beobachtete, sondern dessen Wand wird von einem sehr festen, homogenen Ektoplasma gebildet, welches nach unten allmählich in das Endoplasma übergeht.

Das Corticalplasma (Co) zeigt einen feinwabigen Bau. Unter den Cilienfurchen erscheint es ziemlich hell, während es unter den Rippenstreifen durch die Einlagerung zahlreicher, stark tingierbarer, kleinster Körnchen ein dunkleres Aussehen erhält. Im Corticalplasma liegen verschiedene Einschlüsse. Zunächst sehen wir unter den Rippenstreifen an der Grenze gegen das Alveolarplasma kleine scheibenförmige Gebilde (Fig. 2a u. b, J). Diese liegen parallel der Oberfläche fast regelmäßig in zwei Reihen zwischen je zwei Cilienfurchen; bei Vitalfärbung mit Neutralrot sind sie durch ihre dunkelrote Farbe leicht zu erkennen, was auch PROWAZEK (1897, p. 192) gefunden zu haben scheint. Über ihre Bedeutung kann ich nichts aussagen.

Wie schon oben erwähnt wurde, liegen im Corticalplasma unter den Cilienfurchen die von SCHEWIAKOFF (1889. p. 13) beschriebenen Myoneme (M). Sie verlaufen in einem Kanal (Km), dessen unterer Wand sie so dicht anliegen, daß man im Zweifel sein kann, ob sie nicht etwa nur eine Verdickung dieser unteren Wand vorstellen. Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich schwarz. Außer diesen meridional unter den Cilienfurchen sich dem ganzen Körper entlang hinziehenden Myonemen fand ich noch solche in der Umgebung des Mundes (Fig. 2c, Mr). Sie setzen in der Nähe des vorderen Endes eines jeden Stäbchens des Reusenapparates (R) an und verlaufen von hier aus direkt unter der Alveolarschicht eine Strecke weit nach hinten. Im Vergleich zu den Körpermyonemen sind sie bedeutend stärker und

liegen nicht in einem Kanal. Ebenso verlaufen von derselben Stelle der Reusenstäbchen aus kleinere Fäserchen (Mr') nach der Mundöffnung zu. Die in Rede stehenden Myoneme des Reusenapparates stehen wohl in Beziehung zur Nahrungsaufnahme. Im Gegensatz zur Annahme Bütschli's (1889, p. 1400), „daß die weite Eröffnung des Mundes wesentlich durch die Kontraktion des Ektoplasmas bewirkt“ werde, und daß „der Mund unter der Wirkung einer Verschlußeinrichtung stehen“ müsse, „welche vor seiner Eröffnung außer Thätigkeit“ trete, ließe sich dieser Vorgang nach der eben geschilderten Einrichtung vielleicht folgendermaßen erklären. Wenn sich die von den Reusenstäbchen nach hinten verlaufenden Myoneme kontrahieren, so wird der Reusenapparat an seinem vorderen Ende gespreizt, wodurch dann die Mundöffnung erweitert wird. Hört die Kontraktion auf, so wird sich der Mund infolge der Elasticität des Ektoplasmas des Tieres wieder von selbst schließen. Die kurzen, nach vorn ziehenden Fäserchen könnten vielleicht das häufig beobachtete (Bütschli 1889, p. 1370) Vorstoßen des Reusenapparates bewirken.

Bezüglich des Reusenapparates habe ich den Angaben Schewiakoff's (1889, p. 13) nicht viel hinzuzufügen. Die Zahl der Stäbchen beträgt 45—55 und scheint Schwankungen unterworfen zu sein. Die Stäbchen selbst sind seitlich zusammengedrückt. Sie zeigen ein homogenes Aussehen und färben sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz. Ihr vorderes Ende ist gegen die Mundöffnung zu umgebogen, während sie nach hinten gerade verlaufen und in schwach schraubenförmiger Anordnung der von homogenem Ektoplasma gebildeten Cytopharynxwand dicht anliegen. Der Schlund zeigt kurz hinter der Mundöffnung eine birnförmige Erweiterung, um dann kanalartig allmählich im Endoplasma zu endigen. Dieses letztere besitzt einen feinwabigen Bau und enthält kleinere und größere Vacuolen. Bei frisch gefangenen Tieren ist es stets reich an Nahrungsvacuolen (N).

Gewissermaßen als Anhang zu der Beschreibung des Prorodon teres Ehrbg. möchte ich noch einige Beobachtungen über eine andere Prorodonart anführen. Bei dieser Form[1]) (Fig. 2d) ist das Studium

[1]) Leider bin ich nicht mehr im stande, die Artzugehörigkeit festzustellen. Das in Frage stehende Tier fand ich zufällig in einer Schnittserie einer anderen Infusorienart (Ophryoglena) vor. Mit Prorodon teres Ehrbg. stimmt es im Bau des Ektoplasmas, des Schlundes, des Kernes und der Bewimperung ziemlich überein. Es unterscheidet sich jedoch von ihm durch den Mangel der Myoneme unter den Cilienfurchen und durch den Besitz von Trichocysten im Corticalplasma der Rippenstreifen.

der Basalkörperchen (B) dank dem Mangel der Myoneme viel leichter. Sie liegen auch hier im Corticalplasma direkt unter der Alveolarschicht. Mit ihnen alternieren die zahlreichen, stäbchenförmigen Trichocysten (T), die je in einfacher Reihe im Corticalplasma der Rippenstreifen liegen. Sie zeigen mit Eisenhämatoxylin eine intensiv schwarze Farbe, was vielleicht auf eine auch von Bütschli (1889, p. 1464) vermutete Verwandtschaft mit den Reusenstäbchen hinweisen könnte, mit denen sie ja auch in morphologischer Beziehung in mancher Hinsicht verglichen werden dürfen, so daß man schon versuchte, die Reusenstäbchen von trichocystenähnlichen Gebilden, den Trichiten, abzuleiten.

Chilodon Ehrbg.

Fig. 3a—c.

Wimperapparat: Bei den dorsoventral stark abgeflachten Chilodonten ist mit Ausnahme einer queren Cilienreihe auf dem Rücken (Blochmann 1895, p. 95) nur die Bauchseite bewimpert, und es sind dabei die Cilien in bestimmten Reihen angeordnet. Bei Chilodon uncinatus Ehrbg. umfassen den Mund von vorne halbkreisförmig zwei kurze Cilienreihen. Vom vorderen Rande des Mundes führt eine kurze Cilienreihe, die sog. Zone (Z), nach links vorne zur Schnabelspitze. Rechts und links bedecken die Bauchseite je vier Wimperreihen, die an der zur Schnabelspitze ziehenden Cilienreihe zusammenstoßen. Dazu kommen noch links zwei mediane kürzere Wimperreihen. An der von mir untersuchten Form (Fig. 3a) fand ich außerdem noch eine Cilienreihe (R_5), die am rechten Körperrande parallel zu den vier schon genannten Wimperreihen verläuft.

Entsprechend den genannten Cilienreihen sah ich an meinen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten Reihen von Basalkörperchen (B). Besonders schön zeigt dies das Oberflächenbild (Fig. 3a), welches einen Chilodon uncinatus Ehrbg. (?) von der Bauchseite darstellt. Über die Lage der kugeligen Basalkörperchen im Endoplasma, dicht unter der Pellicula, giebt uns ein Querschnitt (Fig. 3b) Aufschluß. Der Schnitt ist in der Richtung geführt, welche durch die in Fig. 3a angegebenen Linien markiert ist. Dementsprechend finden wir links (l) vier und rechts (r) fünf Basalkörperchen mit den zugehörigen Cilien getroffen.

Unsere Fig. 3c stellt einen Querschnitt durch den großen Chilodon cucullulus O. F. M. vor, bei dem bekanntlich die ganze Bauchseite gleichmäßig von längs verlaufenden Cilienreihen bedeckt ist. Demnach zeigt auch die ganze Bauchseite Längsreihen von Basal-

körperchen, die in Fig. 3c quer getroffen sind. Wie in Fig. 3b und 3c zu erkennen ist, liegen die Cilien in Furchen, und ein Vergleich dieser beiden Querschnittsbilder demonstriert sehr schön die schon von Bütschli (1889, p. 1286—87) erkannte Beziehung der Wimperreihen zur Ausbildung von Furchen. Wir sehen nämlich bei Chilodon cucullulus O. F. M. (Fig. 3c) die ganze Bauchfläche durch Furchen längsgestreift, während dies bei Chilodon uncinatus Ehrbg. (?) (Fig. 3b) nur in der Region der Cilienreihen der Fall ist und die nackte Mitte sowohl als auch die Seitenränder der Bauchfläche glatt bleiben. In der äußersten Cilienreihe (R_5) der rechten Seite stehen, wie Fig. 3a zeigt, die Basalkörperchen und demnach auch die Cilien weiter aus einander als in den übrigen Wimperreihen. Dagegen liegen in der zur Schnabelspitze verlaufenden Cilienreihe, der sog. Zone (Z), die Basalkörperchen dichter zusammen als am übrigen Körper. Dementsprechend stehen hier auch die Cilien dichter, wie schon Stein richtig fand, während es Blochmann (1895, p. 95) bestreitet. Daß es sich dabei um gewöhnliche, nicht längere Cilien handelt, darin kann ich die Angaben Stein's und Blochmann's bestätigen, während die Vermutung Bütschli's (1889, p. 1374), daß wir in der Zone Cirren haben, nicht zutrifft. Die von Blochmann entdeckte Wimperreihe auf dem Rücken konnte ich ebenfalls, dank dem Vorhandensein von Basalkörperchen, nachweisen.

Morphologisches: Was die Artzugehörigkeit des in Fig. 3a und b abgebildeten Chilodon betrifft, so muß ich hierüber einige Bemerkungen vorausschicken. Das von mir untersuchte Tier stimmt in allen wesentlichen Punkten, d. h. in Körperform, Größe, Reusenapparat, kontraktile Vacuolen, Kerne und im großen Ganzen auch in der Bewimperung mit der von Blochmann (1895, p. 95) gegebenen Beschreibung des Chilodon uncinatus Ehrbg. (= dentatus Fromm. = curvidentis Gruber) überein. Nur dadurch weicht es ab, daß auf der rechten Seite nicht vier Cilienreihen, wie Blochmann angiebt, sondern stets fünf zu finden sind. In diesem Punkte gleicht es dem von Blochmann als Chilodon piscatoris Blochm. beschriebenen Tiere, während es von dieser Form in allen übrigen Merkmalen so sehr abweicht, daß an eine Zugehörigkeit zu dieser Art nicht zu denken ist. Da nun gerade die Bewimperung ein wichtiges systematisches Merkmal für die Chilodonarten bildet und deshalb von Blochmann besonders genau studiert wurde, so ist wohl ein Irrtum in der Feststellung der Zahl der Wimperreihen nicht anzunehmen. Der von mir untersuchte Chilodon muß also entweder einer noch nicht beschriebenen, dem Chilodon uncinatus Ehrbg. sehr nahe

stehenden Art zugehören oder vielleicht nur eine Varietät des Chilodon uncinatus Ehrbg. vorstellen. Diese Frage zn entscheiden bin ich nicht im stande, da das ganze von mir untersuchte Material aus derselben Infusion stammt.

Bezüglich der Körperschichten kann ich erwähnen, daß das Ektoplasma in Gestalt einer feinen Pellicula (P) auftritt, die deutlich doppelt konturiert ist und sich mit Eisenhämatoxylin stark färbt; besonders bei Chilodon cucullulus O. F. M. ist sie sehr schön zu sehen. Das Endoplasma (En) ist feinwabig. Die Figuren 3b u. 3c zeigen auch die für Chilodon charakteristische Abflachung der Randpartien; ebenso läßt sich auf Längsschnitten die Abflachung des Vorderendes erkennen. Der bei Chilodon uncinatus Ehrbg. (?) aus 10 und bei Chilodon cucullulus O. F. M. aus 15 Stäbchen bestehende Reusenapparat färbt sich ebenfalls sehr stark. Die ektoplasmatische Schlundeinsenkung ist deutlich wahrzunehmen.

Von den kontraktilen Vacuolen, die bei Chilodon uncinatus Ehrbg. (?) in Zweizahl vorhanden sind, nämlich eine rechts vorne und eine links hinten, möchte ich erwähnen, daß sich das Plasma im Bereich derselben dnnkler (Fig. 3a, Cvw) färbte, was vielleicht auf eine stärkere Verdichtung an dieser Stelle hinweisen könnte. Der Excretionporus (Cvp) ist auf meinen Präparaten als kleine, kreisrunde Öffnung deutlich zu erkennen, ein Beweis, wie gut sich die Tiere bei der Fixierung erhalten haben.

Coleps Nitzsch.

Fig. 4a—d.

Wimperapparat: Coleps hirtus Ehrbg. ist durch einen eigenartigen Panzer ausgezeichnet. Nach Maupas' (1885, p. 343) Angaben besteht dieser Panzer aus 15 Längsreihen von einzelnen Platten, die in vier Hauptgürteln und je einem das Vorder- und das Hinterende umgebenden Kranze kleinerer Platten den Körper bedecken. Der eine Längsrand der Platten (Fig. 4a, Pp) dieser Hauptgürtel ist gerade, der andere dagegen mit einer Anzahl vorspringender Zähne versehen, so daß zwischen je zwei benachbarten Längsreihen von Platten eine Reihe von Öffnungen für den Durchtritt der Cilien frei bleibt. Da nun die Zähne bei den medianen Hauptplatten in der Zahl von 5 vorhanden sind, so treten im Bereiche einer solchen Platte vier Cilien hervor. Entsprechend diesem Verhalten fand ich auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Flächenschnitten (Fig. 4a) jedesmal zwischen zwei solchen medianen Hauptplatten vier schwarz ge-

färbte Körnchen (B), von denen je eines in der Ausbuchtung zwischen zwei Zähnen lag. Daß die genannten Körnchen die Basalkörperchen der Cilien vorstellen, läßt sich leicht an solchen Stellen nachweisen, wo ihre Verbindung mit den Cilien wahrnehmbar ist.

Morphologisches: Im Gegensatz zu der allgemein angenommenen Ansicht Maupas' (1885, p. 343), daß der Panzer von Coleps hirtus Ehrbg. aus 15 Längsreihen von Panzerplatten bestehe, konnte ich nnr 14 solcher Reihen feststellen. Ich kam zn diesem Resultate dnrch die Untersuchung einer großen Anzahl guter Querschnitte (Fig. 4 b), so daß eine Täuschung ausgeschlossen ist. Da nun die ganze Form, die Größe, die Gestalt der Panzerplatten, sowie der Makronncleus meiner Tiere genau mit den Angaben von Maupas übereinstimmen, so dürfte wohl eine Artverschiedenheit nicht vorliegen. Daß ferner Coleps hirtns Ehrbg. so auffallend nnd konstant in dem angegebenen Sinne variiere, ist wohl auch nicht anzunehmen. Ich kann mich daher nicht der Vermutung erwehren, daß sich Maupas bei der Feststellung der Zahl der Plattenreihen geirrt habe. Dies war um so leichter möglich, als ihm nur ganze Tiere zur Verfügung standen, an denen sich derartige Untersuchungen nur sehr schwer anstellen lassen, während ich sie an meinen zahlreichen Querschnitten mit Leichtigkeit studieren konnte.

An meinen Schnittpräparaten gelang es mir auch, die bisher nur mangelhaft bekannte Mundeinrichtung von Coleps hirtus Ehrbg. genauer zu untersuchen. Ich fand dabei einen wohlentwickelten Reusenapparat (Fig. 4 b, c, d; R). Dieser setzt sich aus einem Kranze von ca. 13 Stäbchen (Fig. 4 b, R) zusammen und erstreckt sich von der Mundöffnung bis fast an das Hinterende, wobei er unter schwach schraubigem Verlauf dorsal über dem Makronucleus hinwegzieht. Die einzelnen Reusenstäbchen sind von innen nach außen etwas plattgedrückt. Die größte Entfernung von einander haben sie kurz hinter der Mundöffnung, gegen welche sie sich sehr stark zusammenneigen. Nach hinten konvergieren sie nur sehr allmählich, wobei sie zugleich immer feiner werden. Die ektoplasmatische Wand des Cytopharynx (S) zeigt eine feine Längsfältelung. Der Schlnnd (S) erweitert sich hinter der Mundöffnung stark und verläuft dann unter gleichzeitiger Verschmälerung nach hinten. Vergleichen wir mit diesen Angaben die Beschreibung von Maupas (1885, p. 355), so finden wir, daß nach ihm der Schlund fein längsgestreift sei. Diese Längsstreifung rührt wohl von den Reusenstäbchen her, wie schon Bütschli (1889, p. 1364) für alle derartigen Längsstreifungen des Schlundes vermutete. Die von Maupas

(1885, Pl. XVII, Fig. 9 = bei BÜTSCHLI 1889, Taf. LVIII, Fig. 1c) gezeichneten feinen, gegen die Mundöffnung zusammenlaufenden Linien, die er als von den Längsfalten herrührend bezeichnet, dürften wohl den nach vorne konvergierenden Teilen der Reusenstäbchen entsprechen. Nach BLOCHMANN (1895, p. 91) ist der „Schlund ansehnlich mit deutlich längs gefalteter Wand und außerdem von feinen, etwas unregelmäßig im Kreise stehenden Stäbchen (Trichiten?) umgeben". Er erkannte also die Stäbchennatur der in Frage stehenden Gebilde; daß es sich aber nicht um Trichiten handelt, geht aus der sehr regelmäßigen Anordnung dieser Stäbchen in einem einfachen Kreise zur Genüge hervor, da dies nach BLOCHMANN (1895, p. 74) ja als Kriterium für einen Reusenapparat gilt.

Glaucoma EHRBG.

Fig. 5.

Wimperapparat: Der Körper von Glaucoma scintillans EHRBG. ist gleichmäßig bewimpert. Die Längsstreifen, in denen die Cilien angeordnet sind, ziehen nach SCHEWIAKOFF (1889, p. 32) „meridional vom hinteren zum vorderen Körperpole; auf der Ventralfläche stoßen die median gelegenen (4—6) auf den unteren Rand der Mundöffnung, wogegen die übrigen um dieselbe herumziehen, je zu zweien auf einander stoßen und sich bogenartig mit einander verbinden". Entsprechend dieser Cilienanordnung sind auf dem medianen Längsschnitt (Fig. 5) durch Glaucoma scintillans EHRBG. in der Körperpartie über der Mundöffnung die dort bogenförmig verlaufenden Cilienreihen quer getroffen, während im übrigen Teile des Körpers eine Cilienreihe längs geschnitten wurde. An den quer getroffenen Wimperreihen ist deutlich zu erkennen, daß die Cilien in Furchen inserieren, die sich als Einkerbungen des Randes darstellen. Wir haben also hier dieselben Verhältnisse bezüglich der Einpflanzung der Wimpern, wie wir sie bis jetzt bei allen untersuchten Formen gefunden haben. Dagegen schreibt SCHEWIAKOFF (1889, p. 32), die Cilien seien „auf kleinen Papillen befestigt, welche in Längsreihen stehen und somit die Längsstreifung des Körpers bedingen", was nach meinen Untersuchungen nicht zutrifft. Unter jeder Cilie läßt sich das zugehörige Basalkörperchen nachweisen, welches direkt unter der Pellicula im Corticalplasma liegt. Es besitzt eine eiförmige Gestalt und ist mit seiner Längsachse senkrecht zur Oberfläche gerichtet.

Bei Glaucoma scintillans EHRBG. tritt uns zum erstenmal

ein unter den Ciliaten weit verbreitetes Wimpergebilde entgegen, nämlich die undulierende Membran. Wir haben hier zwei solche Membranen zu betrachten, bei deren Beschreibung ich den Angaben Schewiakoff's (1889, p. 32—33) folge: „Am linken, vorderen und rechten Mundrande zieht eine kontinuierliche, ziemlich große undulierende Membran hin, welche im ausgespannten Zustande die Mundöffnung haubenartig von oben überdeckt. Dieselbe ist sehr zart und äußerst fein gestreift, was zweifelsohne auf ihre Entstehung aus unter einander verschmolzenen Cilien hindeutet.“ Ferner: „Längs der ganzen Dorsalwand des Schlundes ist eine große plattenförmige undulierende Membran befestigt, welche im vorderen Schlundabschnitte höher als im hinteren emporsteigt. Diese Membran wollen wir, zum Unterschiede von der erst beschriebenen äußeren, als die innere undulierende Membran bezeichnen. Sie ist deutlich, jedoch fein quergestreift (was ebenfalls auf die Entstehung aus Cilien hinweist).“ Diese feine Streifung ist auch auf unserem Längsschnitt (Fig. 5) zu erkennen, welcher diese innere oder „endorale“ Membran (Mbe) in ihrer ganzen Längenausdehnung zeigt. Sie erhebt sich über einer homogenen Leiste (Bl), die wohl eine Verdichtung des Ektoplasmas vorstellt. An der Stelle, wo die Membran dieser Leiste aufsitzt, ist ein schwarz gefärbter Saum zu sehen, der sich bei starker Vergrößerung als aus einer Reihe kleiner schwarzer Körperchen zusammengesetzt ergiebt. Wenn wir mit Schewiakoff annehmen, daß die Membranen durch Verschmelzung, resp. Verklebung von Cilien entstanden seien, so läßt sich vermuten, daß die erwähnten Körnchen an ihrer Basis die zu den in die Bildung der Membran eingegangenen Cilien gehörigen Basalkörperchen vorstellen. Die an der Basis der Membran liegende einfache Schicht von Basalkörperchen wollen wir als Basalsaum (Bs) bezeichnen, während wir die oben erwähnte homogene Ektoplasmaleiste Basallamelle (Bl) nennen wollen. Die äußere oder „perorale“ Membran (Mbp) ist auf unserer Fig. 5 quer getroffen. Man erkennt auf diesem Querschnitt ebenfalls eine feine Streifung, und der Querschnitt durch ihren Basalsaum ist aus mehreren, mindestens fünf Basalkörperchen zusammengesetzt. Hieraus ist zu schließen, daß diese perorale Membran aus mehreren Cilienreihen durch Verklebung hervorgegangen ist. Ähnliche Verhältnisse zeigt auch ein Querschnitt durch die endorale Membran, welche sogar aus mindestens zehn Cilienreihen entstanden zu sein scheint.

Morphologisches: Den Körper bedeckt eine mäßig starke Pellicula (P). Unter dieser liegt das Corticalplasma (Co), welches

zahlreiche kugelförmige Inhaltskörper (J) in einfacher Schicht enthält. Das Endoplasma zeigt einen feinwabigen Bau und enthält größere und kleinere Vacuolen.

Paramaecium Stein.

Fig. 6a—d.

Wimperapparat: Die Oberfläche von Paramaecium caudatum Ehrbg. zeigt eine schon lange bekannte Streifung. Bütschli (1889, p. 1281—82) sagt darüber: „Das deutlichste oder Hauptstreifensystem der Paramäcinen ist längs gerichtet. Dieses Streifensystem wird nun nahezu rechtwinklig von einem zweiten, schwächer hervortretenden gekreuzt. Eine genauere Untersuchung ergiebt, daß die Streifung durch Aneinanderreihung von etwas länglichen, hexagonalen, nicht rhombischen Feldchen (Maupas) erzeugt wird, welche von dunklen Konturen umsäumt sind. Jedes Feldchen trägt in seiner Mitte eine Cilie.“ Mit dieser Beschreibung stimmt das in Fig. 6a gegebene Oberflächenbild vollkommen überein; nur ist an Stelle der Cilie das ihr entsprechende Basalkörperchen (B) zu sehen. Dieses besitzt kugelförmige Gestalt und liegt dicht an der Oberfläche unter der Pellicula. Über die Natur der Feldchen giebt Fig. 6b Aufschluß. Sie zeigt, daß jede Cilie in einer Vertiefung liegt, die von leistenförmigen Erhebungen umgrenzt wird. Diese bedingen in ihrer Gesamtheit die Streifungsysteme, resp. die Felderung der Oberfläche. Daß die Streifen leistenförmigen Erhebungen entsprechen, fand schon Maupas (1883, p. 589), indem er schreibt: „Ces lignes, tant d'un système que de l'autre, sont formées par de légers épaississements saillants à la surface du tégument, de sorte que les champs rectangulaires délimités par elles constituent de faibles dépressions. Le centre de chacun des rectangles est occupé par un cil vibratile.“ Diese Beobachtung wurde von Bütschli (1889, p. 1282) bestritten; er behauptete nämlich, „daß die Feldchen von Paramaecium papillenartig vorspringen“ und „der Ursprung jeder Cilie auf einer vorspringenden Papille“ liege. Später erkannten Bütschli und Joukowsky (1898, p. 28), „daß die Cilien in Grübchen der Oberfläche sitzen“ und daß die Körperstreifung „von den Wülsten, welche die Grübchen begrenzen, resp. von einander trennen“, herrühren. Dieser Ansicht schloß sich Prowazek (1901, p. 455) an, während Pütter (1900, p. 251) den Ursprung der Cilien noch auf die Spitze von Papillen verlegt. Nach Lang (1901, p. 57—58) sollen die Feldchen „papillenförmig vorspringen“, die Cilien aber in Grübchen entspringen.

Daß ein solches papillenförmiges Vorspringen der einzelnen Feldchen nicht zutrifft, beweisen nicht nur gefärbte Präparate (Fig. 6 b), sondern auch das Studium des lebenden Tieres.

Wir müssen hier noch des vermeintlichen Nachweises von Basalkörperchen bei Paramaecium Erwähnung thun. Pütter (1900, p. 251) erzielte durch Vitalfärbungen mit schwachen Lösungen von Neutralrot (0,001 %) und Rubin S (0,02 %) an lebenden Exemplaren von Paramaecium aurelia Müller eine Rotfärbung von angeblich unter der Oberfläche gelegenen Körnchen, die „in inniger Beziehung zu der Wimper“ stehen sollen. Er erklärt sie deshalb für Basalkörperchen. Allein Pütter's Untersuchungen sind in dieser Hinsicht nicht einwandsfrei. Es läßt sich nämlich unschwer feststellen, daß die mit Neutralrot gefärbten Körnchen zwar im großen Ganzen in Reihen, wie die Cilien, angeordnet sind, daß aber im Bereich einer jeden Cilie, d. h. innerhalb eines Feldchens, meist zwei oder drei solcher Körnchen liegen. Dabei ist eine Beziehung zu den Wimpern sicher nicht vorhanden, so daß es sich keinesfalls um Basalkörperchen handeln kann. Dafür spricht auch die Thatsache, daß bei anderen Infusorien die Basalkörperchen, welche nach meinen Befunden sicher vorliegen und durch Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbt werden, mit Neutralrot nicht färbbar sind. Dasselbe gilt übrigens auch für die Basalkörperchen in den Flimmerzellen der Metazoen (z. B. Anodontakiemen). Den Vergleich der in Frage stehenden Körnchen mit Basalkörperchen hält auch Prowazek (1901, p. 455) für unzutreffend, nachdem er schon früher (1897, p. 192) diese Körnchen „als dunkelrot gefärbte, hyaline Tröpfchen“ an der Oberfläche beschrieben hatte, „deren Ablösung in einigen Fällen beobachtet wurde“. Die auf Pütter's schematischer Textfigur von Paramaecium aurelia Müller in Verworn's Lehrbuch der allgemeinen Physiologie (1901, Fig. 26 und 56) eingezeichneten Basalkörperchen (g) verdanken zwar ihre Entstehung dem Irrtume Pütter's, entsprechen aber trotzdem der Wirklichkeit, wie meine Untersuchungen gezeigt haben, so daß diese Figur, wenn auch auf einer irrtümlichen Beobachtung beruhend, dennoch richtig ist.

Am Hinterende, wo die Cilien bei Paramaecium caudatum Ehrbg. bekanntlich enger stehen und als Tastborsten ausgebildet sind (Bütschli 1889, p. 1347), ist unter jeder solchen starren Tastborste ein kugeliges Basalkörperchen wahrzunehmen. Diese vollständige Übereinstimmung im feineren Bau mit den Cilien weist darauf hin, daß wir in den Tastborsten nur unbewegliche Cilien zu erblicken haben, wie ja allgemein angenommen wird.

Die undulierende Membran (Fig. 6c, Mb), welche an der Dorsalseite des Schlundes inseriert, zeigt eine feine Streifung; bei der Fixierung zerfasert sie häufig in einzelne Fibrillen, welche den einzelnen, in die Bildung der Membran eingegangenen Cilien entsprechen. An der Basis der Membran erkennt man einen Basalsaum (Bs), der aus einzelnen Basalkörperchen zusammengesetzt ist und auf einer ektoplasmatischen, homogenen Basallamelle (Bl) liegt. Auf Querschnitten sieht man, daß der Basalsaum aus mehreren Basalkörperchenreihen gebildet wird, ein Hinweis darauf, daß die undulierende Membran bei Paramaecium caudatum Ehrbg. durch Verklebung mehrerer Reihen von Cilien entstanden ist. Wir haben hier also ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei den beiden undulierenden Membranen von Glaucoma scintillans Ehrbg. oben beschrieben haben und auch bei anderen Infusorien noch finden werden.

Morphologisches: Der Körper von Paramaecium caudatum Ehrbg. ist nach außen von einer Pellicula begrenzt, die von allen Forschern wahrgenommen wurde. Eine Alveolarschicht konnte ich weder auf Präparaten, noch am lebenden Tiere beobachten und glaube daher, daß eine solche gar nicht ausgebildet ist. Wie die Angaben (Bütschli 1889, p. 1264) von dem Vorhandensein einer Alveolarschicht nach meiner Ansicht zu erklären sind, werde ich bei der Beschreibung der Trichocysten weiter unten näher ausführen. Das Corticalplasma (Co) ist deutlich durch seine dunklere Färbung zu erkennen, welche auf eine dichtere Beschaffenheit des Plasmas zurückzuführen ist.

Im Corticalplasma liegen die zahlreichen Trichocysten, die ich eingehender beschreiben möchte. Meine Untersuchungen hierüber decken sich fast ganz mit den Angaben von Maupas (1883, p. 609—611; Pl. XXI, Fig. 15d), die ich deshalb hier anführen will: „On voit les trichocystes sous la forme d'un corps fusiforme allongé, avec une des extrémités plus obtuse et plus épaisse. Cette extrémité est celle qui, à l'état normal, correspondait à la périphérie du corps. Elle est munie d'un prolongement filiforme très délié et assez difficile à voir.“ Diese etwa apfelkernförmige Gestalt der Trichocysten kann ich vollkommen bestätigen, ebenso auch den haarförmigen Fortsatz an der stumpferen Außenseite (Fig. 6d, Tf). Bütschli (1889, p. 1462), der die Form der Trichocysten im Gegensatz zu der eben gegebenen Schilderung als „deutlich spindelförmig“ und „nach den Enden fein zugespitzt“ beschreibt, leugnet die von Maupas entdeckte haarförmige Verlängerung ganz. Allein meine Eisenhämatoxylin-

präparate zeigen diesen Fortsatz, wie die ganze Trichocyste, intensiv schwarz, so daß er leicht wahrzunehmen ist. Ich überzeugte mich aber auch beim lebenden Tiere von seinem Vorhandensein, was mir zuerst Schwierigkeiten bereitete. Ich hielt nämlich die haarförmigen Verlängerungen der Trichocysten anfangs für die Kanten einer Alveolarschicht; erst meine Schnittpräparate klärten diesen Irrtum auf. Ich vermute nun, daß diese Fortsätze der Trichocysten es sind, welche allgemein als der Ausdruck einer Alveolarschicht angesehen werden, da ich nie eine solche beobachten konnte.

Bezüglich der physiologischen Bedeutung der haarförmigen Fortsätze meint Maupas (1883, p. 611): „Ce prolongement en forme de cils a, peut-être, pour les bâtonnets le même rôle qne les cnidocils des Coelentérés.“ Wäre dieser Vergleich zutreffend, so müßten die haarförmigen Fortsätze doch wohl über die Oberfläche des Körpers nnd womöglich noch über die Cilien hervorstehen, um einen Reiz von außen her empfangen zu können. Ich fand aber bei den nicht ausgeschnellten Trichocysten die Verlängernngen stets von der Pellicula bedeckt. Dabei scheint der Fortsatz mit der Pellicnla inniger verbunden zn sein; denn ich konnte manchmal an lebenden Tieren, bei denen sich die Pellicula vom Körper abhob, beobachten, daß mehrere Trichocysten durch ihre Fortsätze mit der Pellicula in Zusammenhang blieben und so aus dem Corticalplasma herausgerissen wurden. Was meine Ansicht über die Natur der haarförmigen Verlängernngen der Trichocysten betrifft, so glanbte ich zuerst, daß dieselben der Ansdrnck feiner Kanälchen im Ektoplasma seien, durch welche die Trichocysten beim Ausschnellen hindurchgepreßt würden. Allein Bilder, wie Fig. 6 b, wo einige Trichocysten aus dem Corticalplasma samt ihren Fortsätzen herausgerissen wurden, zeigen deutlich, daß dieser Fortsatz der Trichocyste selbst angehört. Auch die Auffassung, daß man in dem haarförmigen Fortsatz ein Anfangsstadium der Ausschnellung zu erblicken habe, läßt sich durch die Thatsache widerlegen, daß nie eine Trichocyste im nicht ausgeschnellten Zustande ohne diesen Fortsatz beobachtet werden konnte. Außerdem ist die haarförmige Verlängerung in allen Stadien der Ausschnellnng (Fig. 6 d, Tf) vom übrigen Teile der Trichocyste (Tk) wohl unterscheidbar. Wir dürfen daher annehmen, daß sie einen besonders differenzierten Teil der Trichocyste vorstellt. Dafür sprechen anch einige Beobachtungen, welche ich gelegentlich an den Trichocysten (Fig. 6 e) von Frontonia lencas Ehrbg. machte und aus diesem Grunde hier anführen möchte. Bei diesem Infusor färbt sich nämlich an den Trichocysten ein etwa kegel- oder pfeilspitzenförmiges Stück (Tf) am

Vorderende mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, während der übrige Teil (Tk) einen bräunlichen Ton annimmt. Bei den ausgeschnellten Trichocysten bleibt das erwähnte Stück an der Spitze (5, 6 Tf) erhalten und bildet den von MAUPAS (1883. Pl. XXI, Fig. 11e) gut abgebildeten Anhang („appendice") am Vorderende. Im Gegensatz zu BÜTSCHLI (1889, p. 1465) und SCHEWIAKOFF (1889, p. 38), welche diesen Anhang an der Spitze der ausgeschnellten Trichocysten von Frontonia einfach als eine „Umknickung des Fadenendes" auffassen, vermutet MAUPAS (1883, p. 611) mit Recht, daß derselbe einen besonderen Teil der Trichocyste vorstelle und mit dem haarförmigen Fortsatz der Trichocysten von Paramaecium zu vergleichen sei, eine Ansicht, der auch ich mich vollkommen anschließe. Meine Auffassung von der Funktion dieser besonders differenzierten Gebilde an der Spitze der Trichocysten geht nun dahin, daß sie beim Ausschnellen derselben das Durchdringen der Pellicula ermöglichen sollen. Zu diesem Zwecke, für den sie schon durch ihre nach vorne zugespitzte Gestalt sehr geeignet erscheinen, bestehen sie wahrscheinlich aus einer härteren Substanz als der übrige Teil der Trichocyste. Im Gegensatz dazu nimmt MAUPAS (1883, p. 611) an, daß „cet appendice est composé d'une substance très hyaline et paraissant molle"; ich glaube jedoch, daß die intensivere Färbung dieses Teils mit Eisenhämatoxylin für eine dichtere Beschaffenheit spricht. Daß die übrige Körpersubstanz (Tk) der Trichocysten ziemlich weich ist, kann man aus der Thatsache schließen, daß dieselben auf gefärbten Präparaten (Fig. 6e, 1—3, 5—6) meist unregelmäßige Krümmungen und Biegungen aufweisen; beim lebenden Tiere erscheinen sie dagegen meist starr und von regelmäßiger, spindelförmiger Gestalt. Bezüglich der feineren Struktur der Trichocysten von Frontonia kann ich noch erwähnen, daß der Körper (Tk) derselben aus einer homogenen Masse besteht und von einer dunkler färbbaren Membran umgeben zu sein scheint, die sich auf Querschnitten durch die Trichocysten (Fig. 6e, 4) als doppelt konturierte, schwarze Linie zu erkennen giebt.[1])

[1]) Nach Abschluß meiner Arbeit erschien eine Abhandlung von KÖLSCH, K.: Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien (Zoolog. Jahrb., Abteil. f. Anat. u. Ontog., XVI Bd., II. Heft vom 31. Mai 1902, p. 273—422, Taf. 26—28). KÖLSCH (p. 280—285) hat in dieser Abhandlung einige wichtige Angaben „über die feinere Struktur des Ektoplasmas und die Trichocysten von Paramaecium aurelia EHRBG." gemacht, die zum größten Teile mit meinen Befunden vollständig übereinstimmen. Auch ihm gelang der Nachweis, daß die Cilien in der Mitte vertiefter, sechsseitiger Feldchen inserieren, sowie daß die mit Neutralrot vitalgefärbten Körperchen des Ektoplasmas in keiner Beziehung zur Wimperwurzel stehen. Ebenso fand er genau dieselbe Form der

Ophryoglena Ehrbg.

Fig. 7a—c.

Wimperapparat: Die Cilien sind bei Ophryoglena Ehrbg. in nahe aneinander stehenden Reihen angeordnet, welche meridional vom Vorder- zum Hinterende verlaufen und dem ganzen Körper eine gleichmäßige Längsstreifung verleihen. An mit Eisenhämatoxylin gefärbten Oberflächenschnitten (Fig. 7a) sieht man im Verlaufe dieser Cilienstreifen je eine Reihe von schwarz gefärbten Basalkörperchen (B), aus denen die Wimpern hervortreten. Auf Querschnitten (Fig. 7b) erkennt man, daß die Cilien in kleinen Einkerbungen des Außenrandes entspringen; diese entsprechen Furchen der Körperoberfläche, in denen die Wimpern eingepflanzt sind. In jeder Einkerbung zeigt sich unter der Cilie jedesmal das zugehörige Basalkörperchen (B), welches verhältnismäßig groß und von ungefähr birnförmiger Gestalt ist. Die Basalkörperchen liegen, alternierend mit den zahlreichen Trichocysten (T), unter der Pellicula (P) im Corticalplasma (Co). An dem wenig geöffneten Munde (Fig. 7c, Mu) stehen besonders an dem rechten Rande die Cilien dichter als am übrigen Körper, sind aber weder länger, noch stärker (Bütschli 1889, p. 1378).

Über die von Bütschli (1889, p. 1378, 1704) erwähnte undulierende Membran in dem beutelförmigen Schlunde kann ich nur so viel mitteilen, daß die von Bütschli nach den Angaben Stein's und Lieberkühn's gegebene Darstellung nicht ganz zutrifft. Es sind sicher mehrere, verschieden inserierende undulierende Membranen vorhanden, die dem Schlund einen sehr komplizierten Bau verleihen. Bezüglich ihres feineren Baues stimmen diese undulierenden Membranen mit den bei Glaucoma und Paramaecium beschriebenen überein. Einiges davon ist auf dem Querschnitt (Fig. 7c) durch

---

Trichocysten, wie Maupas und ich, und erwähnt ebenfalls die von mir oben beschriebene Beobachtung, daß die Trichocysten, von denen nach seinen Untersuchungen je zwei in einem Pellicularfeldchen liegen, beim Abheben der Pellicula mit ihrem haarförmigen Vorderende an dieser haften bleiben. Die haarförmige Verlängerung, über deren funktionelle Bedeutung er sich nicht ausspricht, hält auch Kölsch identisch mit der mehrfach erwähnten „Umknickung“ des vorderen Endes der ausgeschnellten Trichocysten. Die Möglichkeit, daß durch die haarförmigen Verlängerungen der Trichocysten eine relativ dicke Alveolarschicht vorgetäuscht werden könne, wird auch von Kölsch (p. 284) ausgesprochen. Im Gegensatz zu mir beschreibt er dicht unter der dicken Pellicula eine sehr dünne Alveolarschicht, von der ich, wie oben erwähnt, nichts wahrnehmen konnte.

die Mundöffnung zu erkennen, z. B. die fibrilläre Struktur der Membran, ihr Basalsaum (Bs) und ihre Basallamelle (Bl); eine genauere Beschreibung dieser Verhältnisse kann ich jedoch nicht geben, da meine Untersuchungen hierüber noch zu unvollständig sind.

Morphologisches: Die von mir untersuchte Ophryoglena stimmt, so viel ich sehe, mit keiner der bis jetzt beschriebenen Arten dieser Gattung ganz überein. Am nächsten steht sie wohl der Lieberkühn-schen Ophryoglena flava (cfr. Claparède et Lachmann 1858—60, p. 258). Sie ist charakterisiert durch einen linsenförmigen Makronukleus, das Vorhandensein von Trichocysten und uhrglasförmigem Körper, sowie den Mangel des Pigmentflecks. Der Apparat der kontraktilen Vacuolen gleicht vollkommen dem von Ophryoglena flavicans Lieberkühn (= flava Bütschli).

Das Ektoplasma läßt eine dunkel gefärbte, deutlich doppelt konturierte Pellicula (P) erkennen. Von einer bei Bütschli (1889, p. 1261) erwähnten Alveolarschicht konnte ich weder am lebenden Tier, noch am gefärbten Präparate etwas wahrnehmen und möchte daher ihr Vorhandensein bezweifeln. Dagegen ist das Corticalplasma (Co) gut ausgebildet; es unterscheidet sich vom Endoplasma durch ein kompakteres Aussehen, was auf dem Mangel an größeren Vacuolen beruht. Im Corticalplasma liegen die zahlreichen Trichocysten (T), welche eine lanzettförmige Gestalt besitzen und intensiv schwarz gefärbt werden; sie liegen in Längsreihen, welche mit den Cilienreihen (Fig. 7a, T) alternieren. Das Endoplasma (En) ist feinwabig gebaut und reich an größeren und kleineren Vacuolen; außerdem findet sich in ihm eine Menge tiefschwarz gefärbter, homogener Inhaltskörper (J). Der am linken Mundrande liegende uhrglasförmige Körper (Fig. 7c, U) färbt sich dunkel und ist dadurch leicht wahrnehmbar; er besitzt einen Durchmesser von ca. 10 μ.

Nyctotherus Leidy.

Fig. 8a—e.

Wimperapparat: Bei dem aus dem Enddarm von Rana temporaria L. stammenden heterotrichen Infusor Nyctotherus cordiformis Ehrbg. sind die Cilien in seichten Furchen eingepflanzt, welche den seitlich zusammengedrückten Körper gleichmäßig bedecken. Ein Querschnitt (Fig. 8a) zeigt in den schwachen Einkerbungen, welche diesen Furchen entsprechen, unter jeder Cilie (C) das zugehörige Basalkörperchen (B). Dieses besitzt eine kugelige Gestalt und ist im Vergleich zu den bisher beschriebenen Basal-

körperchen sehr groß ($1^1/_2$ μ). Die Basalkörperchen liegen in dem homogenen Ektoplasma (Ec) an seiner Grenze gegen das Endoplasma (En); man erkennt deutlich, daß die Cilien bis zu ihnen herab dieses Ektoplasma durchsetzen. Die von Bütschli (1889, p. 1721) gemachte Entdeckung, daß die von Ektoplasma ausgekleidete Afterröhre bewimpert sei, kann ich bestätigen und hinzufügen, daß sich auch an dieser Stelle unter jeder Cilie ein kugeliges Basalkörperchen nachweisen läßt.

Bei Nyctotherus, als einem Vertreter der heterotrichen Ciliaten, tritt uns zum erstenmal in Form der Membranellen, die bekanntlich bei den Spirigera die adorale Zone zusammensetzen, ein nenes, weit verbreitetes Wimpergebilde entgegen. Die adorale Zone (A Z) zieht sich bei dem in Rede stehenden Infusor vom Vorderende längs der Bauchkante auf deren linker Seite bis zu dem in der Mitte der Ventralseite gelegenen Munde hin nnd setzt sich dann unter beinahe rechtwinkliger Umbiegung durch den ganzen Schlund auf dessen Dorsalseite fort. Den Bau der einzelnen Membranellen studieren wir am besten auf Querschnitten durch die adorale Zone; in Fig. 8b ist diese in ihrem freien Teile an der Bauchkante qner getroffen, während Fig. 8c einen Querschnitt durch die Schlundröhre vorstellt. Die Membranellen (Ml) haben bei Nyctotherus die Form rechteckiger Plättchen, die bei denen der Oberfläche mehr hoch als breit sind, während dieses Verhältnis im Schlunde gerade umgekehrt ist. Die feine Längsstreifung, welche den Membranellen eigen ist, deutet auf eine Entstehung durch Verschmelzung oder Verklebung von Cilien hin, wie wir das schon bei den undulierenden Membranen (Glaucoma, Paramaecium) erwähnt haben. Wie dort finden wir auch unter jeder Membranelle einen tiefschwarz gefärbten Basalsaum (Bs), der sich bei starker Vergrößerung als aus zahlreichen, parallel gelagerten Basalkörperchen zusammengesetzt zu erkennen giebt. Betrachten wir nun einen Längsschnitt (Fig. 8e) durch die adorale Zone, so sehen wir, daß der Querschnitt durch den Basalsaum aus zwei Basalkörperchen besteht, die in einer dunkleren Grundmasse liegen und aus denen je eine Fibrille ihren Ursprung nimmt. Eine Oberflächenansicht der Basalsäume, wie wir sie durch einen parallel der Dorsalwand durch die Schlundröhre geführten Längsschnitt (Fig. 8d) erhalten, zeigt uns, daß die Basalsäume aus zwei Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzt sind. Wir müssen daher annehmen, dass die Membranellen durch Verklebung zweier Cilienreihen entstanden seien. Die Basalsäume der Membranellen liegen in dem homogenen Ektoplasma (Ec) eingebettet, welches unter der adoralen Zone sehr

stark verdickt ist, so daß es einen nach dem Endoplasma vorspringenden Längswulst bildet. Dieser „Basalwulst“ (Fig. 8b, c, Bw), wie wir ihn nennen wollen, ist in seiner Beschaffenheit in keiner Weise vom übrigen Ektoplasma verschieden. Er hat wohl die Anfgabe, der adoralen Membranellenzone zur Stütze zn dienen, und ist in dieser Hinsicht mit den bei den undulierenden Membranellen geschilderten Basallamellen zu vergleichen, welche ja ebenfalls eine Ektoplasmaverdickung vorstellen. Der Basalwulst setzt sich nnter der adoralen Zone anch im Schlund an dessen Dorsalwand fort; ihm gegenüber liegt über der Ventralwand der Schlundröhre eine ebenfalls aus homogenem Ektoplasma bestehende, leistenförmige Erhöhung (Ec). Schließlich habe ich noch zu erwähnen, daß an der linken Seite der Bauchkante die zwischen dieser selbst und dem Ursprung der Membranellen gelegene Körperpartie (Fig. 8b, Ec) keine Wimpern trägt, was wohl mit der Ausbildung der adoralen Zone in Znsammenhang zu bringen ist.[1])

Morphologisches: Was zunächst das Ektoplasma (Ec) betrifft, so lassen sich an ihm keinerlei verschiedene Schichten unterscheiden. Es stellt eine einheitliche, 3—4 μ dicke Lage durchaus homogenen Plasmas vor, welche gegen das Endoplasma scharf abgegrenzt ist. Diese sog. „Cuticula“ entspricht nach der Annahme Bütschli's (1889, p. 1387) der Pellicula samt Alveolarschicht. Wir hätten also hier ein ähnliches Verhältnis, wie bei Opalina. Da nun ein eigentliches Corticalplasma nicht ausgebildet ist, so drängt sich die Vermntung auf, daß dieses auch noch in die Bildnng der „Cuticula“ mit eingegangen sei, so daß in dieser alle drei Ektoplasmaschichten anderer Ciliaten vereinigt wären. Für diese Ansicht spricht

[1]) In der großen Abhandlung von Vignon, P.: Recherches de cytologie générale sur les épithéliums (Arch. de zool. exp. et génér., 3. série IX. Bd., 1901. No. 3—4, p. 371—715, Taf. XV—XXV), die ich erst nach Abschluß meiner Arbeit erhielt, sind anf Taf. XVIII einige Schnitte von Balantidinm (Fig. 11—14) und Nyctotherns (Fig. 15—16) abgebildet. Vignon konnte auf seinen ebenfalls mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten unter jeder Membranelle einen schwarz gefärbten Basalsaum erkennen, es gelang ihm jedoch nicht, die Zusammensetzung dieses Basalsaumes aus einzelnen Basalkörperchen festzustellen. Ebensowenig scheint er bei den gewöhnlichen Cilien etwas von Basalkörpercben gesehen zu haben, obgleich dieselben, wie meine Abbildnngen zeigen, gerade bei Nyctotherus besonders groß und deutlich sind. Auf Vignon's Fig. 13, welche eine Oberflächenansicht der Membranellen darstellt und etwa meiner Fig. 8d entspricht, ist etwas von der bilamellösen Strnktur der Membranellen, resp. ihrer Basalsänme angedeutet Die auf Vignon's Fig. 16 gezeichneten intracellulären Verlängerungen der Membranellen schienen mir (vgl. meine Fig. 8e) bedeutend kürzer zu sein.

auch die Thatsache, daß in jenem homogenen Ektoplasma auch die Basalkörperchen sich finden, während sie sonst meist im Corticalplasma liegen, wenn ein solches ausgebildet ist (z. B. bei Opalina, Prorodon, Paramaecium, Ophryoglena).

Das Endoplasma zeigt einen feinwabigen Bau und enthält kleinere Vacuolen. In ihm liegen kleinere und größere Haufen intensiv gefärbter, kleinster Inhaltskörnchen (J).

An dem Teile des Basalwulstes (Fig. 8c, Bw), welcher an der Dorsalwand der Schlundröhre verläuft, finden sich an seiner Grenze gegen das Endoplasma feine, schwarz gefärbte Fasern (F), die parallel dem Basalwulst verlaufen und sich auf dem Querschnitt demnach als schwarze Punkte darstellen. Ähnliche Fasern zeigen sich anch an der dem Basalwulste gegenüberliegenden ektoplasmatischen Leiste (Ec) auf der Ventralseite der Schlundröhre. Ob diese Fasern als Myoneme aufzufassen sind, wofür ihr Aussehen und ihre Färbung sprechen könnte, scheint mir dennoch zweifelhaft, da ich mir ihren Zweck an dieser Stelle nicht vorstellen kann.

Bursaria O. F. M.

Fig. 9a–f.

Wimperapparat: Allen früheren Untersuchern der Bursaria truncatella O. F. M. fiel die zarte Querstrichelung des Ektoplasmas (Ec) auf. Über diese muß ich hier einige Worte vorausschicken, da ihre Kenntnis für das Verständnis der Wimperapparate erforderlich ist. Wie Bütschli (1876, Erklärung zu Fig. 17 Taf. XI) entdeckte und Schuberg (1886, p. 350 ff.) näher ausführte, besitzt das Ektoplasma bei Bursaria „einen wabenartigen Bau, die verdichteten Wände der Waben repräsentieren sich im optischen Querschnitt als Fasern“. Wir haben hier also eine charakteristisch ausgebildete Alveolarschicht, d. h. eine einfache Schicht parallel gestellter Waben.

Der Körper ist mit Ausnahme der Peristomeinsenkung gleichmäßig bewimpert. Die Cilien sind in Längsfurchen eingepflanzt und es entspringt jede Wimper aus einer Alveolarkante. Schuberg (1886, p. 355) leugnet zwar aufs bestimmteste jeglichen Zusammenhang der Cilien mit den Alveolarkanten; allein schon Bütschli (1889, p. 1327) hält „Schuberg's Beobachtungen gerade in dieser Beziehung nicht für ausreichend“, und meine Figuren (Fig. 9a u. b, Ec) sprechen überzeugend für einen solchen Zusammenhang. Unter jeder Cilie liegt nun in der zugehörigen Alveolarkante dicht an der Peripherie ein kugeliges Basalkörperchen (B).

Eine eigenartige, von den früheren Untersuchern der Bursaria nicht beschriebene Verschiedenheit von der übrigen Körperbewimperung zeigt der rechte Peristomrand, der in dem Teil, wo das Peristom vollständig geschlossen ist, als bewimpertes Septum in die sonst cilienfreie Peristomhöhle vorspringt. An diesem Septum (Fig. 9b), sowie auch an dem freien Teile des rechten Peristomrandes entspringen nämlich jedesmal zwei Cilien aus einer Alveolarkante, in welcher dementsprechend auch zwei Basalkörperchen (B) liegen. Ob die beiden Cilien mit einander verklebt sind, kann ich nicht sicher entscheiden. In meinen Präparaten sind stets beide getrennt sichtbar und ich glaube, daß dies auch beim lebenden Tiere der Fall ist, obgleich die Möglichkeit einer künstlichen Zerfaserung infolge der Präparation nicht ausgeschlossen ist.

Die adorale Membranellenzone zieht sich bei Bursaria in der Peristomeinsenkung am linken Peristomrand entlang bis zum umgebogenen Ende der Peristomhöhle. Sie ist schon von Schuberg (1886, p. 357—360) sehr zutreffend geschildert worden und ich kann im allgemeinen seine Befunde bestätigen, wenn ich auch in einigen wesentlichen Punkten abweiche. Die einzelnen Membranellen (Fig. 9c, Ml) stellen rechteckige Plättchen vor, die erheblich länger als hoch sind. Sie besitzen eine deutliche Streifung und sind meist zerfasert, was auf eine Entstehung aus Cilien hinweist. Ein Längsschnitt durch die adorale Zone (Fig. 9d, Ml) zeigt, daß jede Membranelle aus zwei Reihen von Fibrillen besteht, was für eine Entstehung aus zwei Cilienreihen spricht, wie das auch schon Schuberg (1886, p. 358) fand und Bütschli (1889, p. 1335) bestätigte. Die Membranellen erheben sich je über einer ektoplasmatischen Verdickung (Fig. 9c und d, Bl), welche „lamellenartig in die Tiefe steigende Bildungen von ziemlicher Dicke“ (Schuberg 1886, p. 359) vorstellen. An der Stelle, wo die Membranelle auf einer solchen Lamelle sitzt, ist jedesmal eine schwarze Linie (Bs) zu sehen, die sich als aus zahlreichen Basalkörperchen zusammengesetzt zu erkennen giebt. Querschnitte (Fig. 9d, Bs) ergeben, daß entsprechend den beiden Reihen von Fibrillen auch zwei Reihen von Basalkörperchen vorliegen. Wir haben nach unseren Befunden an den undulierenden Membranen von Glaucoma und Paramaecium und den Membranellen von Nyctotherus diese schwarze Linie demnach als den Basalsaum der Membranelle anzusprechen. Was dagegen Schuberg (1886, p. 359) und Bütschli (1889, p. 1336) als Basalsaum der Membranellen von Bursaria bezeichnen, ist die oben erwähnte homogene Ektoplasmalamelle (Bl), auf der die Membranelle sitzt. Da wir aber als Basalsaum

nur die Basalkörperschichten der Wimperapparate bezeichnen, so dürfen wir diese Benennung nicht auch auf die ektoplasmatische Lamelle ausdehnen, denn diese hat mit Basalkörperchen nichts zu thun. Für die bei Bursaria bisher als Basalsaum angesehene, in die Tiefe steigende Lamelle (Bl) wollen wir die Bezeichnung „Basallamelle" wählen, um damit die Analogie mit den ebenso genannten Gebilden der undulierenden Membranen auszudeuten. Die Basallamellen von Bursaria sind nicht etwa als einfache Verdickungen der Alveolarwände aufzufassen, wie Schuberg und Bütschli annahmen, sondern sie stellen von diesen wohl zu unterscheidende Bildungen vor. Auf Längsschnitten durch die adorale Zone (Fig. 9d) zeigen sich die Basallamellen (Bl) durch ihre hellere Färbung und ihre homogene Beschaffenheit scharf vom Alveolarplasma abgegrenzt. Sie setzen sich nach Brauer's (1886, p. 497) Angaben direkt als „Querstreifen" (Qs) des Peristoms bis zum linken Peristomrand fort, wo sie nach den Befunden Schuberg's (1886, p. 360) mit dem von ihm entdeckten Peristombande verschmelzen. Auf die Beziehungen der Basallamellen zu dem Peristomband, sowie auf die Funktion dieser Gebilde werde ich im allgemeinen Teile (cfr. p. 130—133) eingehen.

Morphologisches: Die deutlich wahrnehmbare Pellicula (P) wird durch die äußeren Wabenwände der Alveolarschicht gebildet, welche hier bedeutend verstärkt sind und sich deshalb auch intensiver färben. Den alveolären Bau des Ektoplasmas (Ec) kann ich, wie schon oben erwähnt, vollständig bestätigen. Ob aber dieses Ektoplasma der Alveolarschicht anderer Infusorien (Prorodon, Nassula) zu vergleichen ist, scheint mir zweifelhaft. Es liegen nämlich in den Wabenkanten dieser Plasmaschicht die Basalkörperchen und die trichocystenartigen Gebilde, auf die ich unten zu sprechen kommen werde, während wir die erwähnten Gebilde sonst immer im Corticalplasma antreffen. Ein solches ist aber bei Bursaria nicht ausgebildet und ich möchte deshalb, wie bei Nyctotherus, annehmen, daß die sog. Alveolarschicht hier allen drei Ektoplasmaschichten anderer Infusorien entspreche. Denn auch die für das Corticalplasma charakteristischen kontraktilen Vacuolen scheinen bei Bursaria in dem alveolären Ektoplasma zu liegen; ich fand wenigstens häufig besonders stark erweiterte Waben, die kugelig abgerundet waren und vielleicht die immer noch vermißten kontraktilen Vacuolen vorstellen könnten.

Das Endoplasma zeigt einen feinwabigen Bau. Es enthält zahlreiche große Vacuolen, wodurch es dem Aussehen nach Ähnlich-

keit mit gewissen Pflanzenzellen erhält. Diesen Bau beschrieb auch SCHUBERG (1886, p. 348) in derselben Weise sehr eingehend.

Was die oben erwähnten trichocystenartigen Gebilde im Ektoplasma betrifft, so habe ich hierüber folgendes mitzuteilen: „In seiner Arbeit über „Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen“ schreibt PROWAZEK (1897, p. 192): „Bei Bursaria erschienen besonders die runden und die länglichen scharf konturierten Körnchen, die hart an der Oberfläche des Körpers lagern, in dunkelroter Farbe“. Diese Beobachtung kann ich bestätigen und noch dahin ergänzen, daß sich solche „Körnchen“ über der ganzen Körperoberfläche und zwar auch in der Peristomeinsenkung gleichmäßig zerstreut vorfinden. Die erwähnten Gebilde zeigen sich beim lebenden Tiere besonders nach Vitalfärbung mit Neutralrot (Fig. 9f, 1) als längliche, stäbchenförmige Körperchen, welche senkrecht zur Oberfläche in den Alveolarkanten eingebettet sind, wie auch an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten (Fig. 9a, Tr) deutlich zu erkennen ist. Wenn man eine lebende, mit Neutralrot gefärbte Bursaria durch Druck zum Zerfließen bringt, so sieht man, daß sich die roten Stäbchen (Fig. 9f, 2) etwas verlängern und teilweise auch einrollen. Zuletzt erwecken sie dann den Eindruck aufgewundener Fäden (Fig. 9f, 3), die mitunter zu einem gerade gestreckten Faden plötzlich ausschnellen. Was haben diese Gebilde nun zu bedeuten? Unwillkürlich drängt sich die Vermutung auf, daß in diesen Körperchen Trichocysten vorliegen. Dafür spricht außer ihrer Lage an der Körperoberfläche und ihrer senkrechten Stellung zu dieser vor allem das eben beschriebene allmähliche Verlängern und schließliche Ausschnellen der in Frage stehenden Gebilde während dem Zerfließen des Tieres. Allein verschiedene Thatsachen scheinen dieser Auffassung im Wege zu stehen. Die echten Trichocysten (Prorodon, Paramaecium, Ophryoglena) färben sich mit Neutralrot intra vitam nicht, sondern erst nach dem Absterben des Tieres schwach rosa; dagegen nehmen die Körnchen bei Bursaria mit demselben Farbstoff eine intensiv dunkelrote Farbe an. Andererseits werden die echten Trichocysten von Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbt, während die in Rede stehenden Gebilde von Bursaria mit dieser Färbmethode nur einen dunklen aber nicht schwarzen Ton annehmen. Bezüglich der schwachen Färbung mit Eisenhämatoxylin ist allerdings eine gewisse Übereinstimmung mit dem Hauptteile der Trichocysten von Frontonia (Fig. 6e, Tk) vorhanden, der sich sogar noch weniger stark färbt, so daß dieser Färbungsunterschied nicht als Beweis gegen die Trichocystennatur der Körnchen ins Feld geführt werden darf, sondern nur darauf hin-

weist, daß die Trichocysten aus verschieden färbbaren Substanzen (Frontonia) bestehen. Ein weiterer Einwand gegen die Auffassung der Körnchen von Bursaria als Trichocysten kann nun darin erblickt werden, daß es mir durch keinerlei Reagentien, welche bei echten Trichocysten ein Ausschnellen hervorrufen, gelang, bei den fraglichen Gebilden eine ähnliche Wirkung zu erzielen. Dieser negative Erfolg fällt aber nicht so schwer ins Gewicht, weil auch bei einigen Infusorien mit echten Trichocysten (z. B. Urocentrum) bekanntlich alle künstlichen Ausschnellungsversuche erfolglos blieben; außerdem habe ich oben eine beim Zerfließen des Tieres auftretende Art von Ausschnellen von den Körnchen von Bursaria erwähnt. Die eigenartige spirale Aufrollung des in einen Faden verwandelten Körnchens vor dem Ausschnellen könnte an Nesselkapseln erinnern. Solche sind unter den Infusorien von Claparède et Lachmann (1858) bei Epistylis umbellaria L. entdeckt worden. Sie unterscheiden sich aber von den Gebilden bei Bursaria dadurch, daß der Faden auch in der Ruhe schon aufgerollt vorhanden ist, während die Aufrollung bei Bursaria erst unmittelbar vor dem Ausschnellen erfolgt. Außerdem liegen die Nesselorgane von Epistylis im Gegensatz zu den Körnchen bei Bursaria parallel der Oberfläche und treten immer paarweise auf. Schließlich konnte ich von einer der bei Epistylis deutlich wahrnehmbaren Kapsel entsprechenden Einrichtung, welche den aufgewundenen Faden umschließt und durch ihr Platzen zum Ausschnellen bringt, nichts beobachten; ich möchte das Vorhandensein einer solchen jedoch nicht ganz in Abrede stellen, da die Art der Aufrollung und das plötzliche Ausschnellen für die Anwesenheit einer Kapsel spricht, so daß die Unmöglichkeit, sie nachzuweisen, vielleicht mit ihrer Zartheit zusammenhängen könnte. Wenn wir nun diese verschiedenen Beobachtungen gegen einander abwägen, so kommen wir zu dem Schlusse, daß wir in den in Frage stehenden Körnchen von Bursaria trichocystenartige Gebilde vor uns haben, welche vielleicht einen Übergang zu Nesselorganen vorstellen. Die Thatsache, daß es außer Prowazek (1897, p. 192) und mir keinem der früheren Untersucher von Bursaria trotz aller auf diesen Gegenstand gerichteter Bemühung gelungen war, von den trichocystenartigen Körpern etwas zu sehen, findet vielleicht ihre Erklärung darin, daß diese Gebilde bei Bursaria möglicherweise nur lokal oder nur an einzelnen Individuen auftreten, wie das ja auch von anderen Trichocysten tragenden Infusorien (Prorodon, Frontonia) bekannt ist. Der vermeintliche Nachweis von Trichocysten bei Bursaria durch Brauer (1886, p. 492), welcher die Alveolarkanten des

Ektoplasmas als Ausdruck einer „Trichocystenschicht“ ansah, wurde schon von SCHUBERG (1886, p. 351) als irrtümlich widerlegt. Ich vermute, daß BRAUER vielleicht an einigen Stellen die eben beschriebenen, trichocystenartigen Gebilde gesehen hat und dadurch zu seiner falschen Ansicht vom Baue des Ektoplasmas gebracht wurde.

Meine Fig. 9e, welche einen Teil eines Querschnittes durch Bursaria in der Körpermitte vorstellt, zeigt noch eine andere, interessante, bis jetzt noch unbekannte Erscheinung. Man sieht hier die Mundspalte (Mu) quer getroffen. Das diese Mundspalte umgebende Plasma (Sp) ist nun in eigenartiger Weise differenziert. Seine schaumige Struktur tritt viel deutlicher hervor als im angrenzenden Endoplasma. Die einzelnen Waben sind beinahe alle von gleicher Größe und sehr dünnwandig. Außerdem färbt es sich heller als das Endoplasma und stimmt darin, wie auch in der Form und Größe seiner Waben, eher mit dem Ektoplasma überein. Manchmal glaubte ich direkt einen Übergang der Alveolen des Ektoplasmas in dieses eigenartige Plasma der Mundspalte feststellen zu können, wie das auch auf Fig. 9e zum Ausdruck kommt. Solche Bilder erweckten in mir die Vermutung, daß es sich bei diesem „Stomatoplasma“, wie wir dieses besonders differenzierte Plasma nennen wollen, vielleicht um eine leistenförmige Einwucherung von Ektoplasma im Bereiche der Mundspalte handle.[1])

Stentor OKEN.

Fig. 10a—c.

Wimperapparat: Der Körper der Stentoren besitzt eine schwach schraubenförmige Längsstreifung, die dadurch zu stande kommt, daß breite Rippenstreifen, welche bei den pigmentierten Stentoren das Pigment führen, mit schmäleren, farblosen Zwischenstreifen abwechseln. In den Zwischenstreifen, welche Furchen vorstellen, sind die Cilien eingepflanzt. Auf einer gleichen Ausbildung von erhabenen Rippenstreifen und gefurchten Zwischenstreifen beruht auch die Spiralstreifung des „Stirnfeldes“ (SCHUBERG 1891, p. 235). Fig. 10a stellt einen Oberflächenschnitt in der Gegend der adoralen

[1]) In der schon erwähnten (cfr. p. 95 Anm.), nach Abschluß meiner Untersuchungen erschienenen Abhandlung beschreibt KÖLSCH (1902, p. 323) ebenfalls die durch Vitalfärbung mit Neutralrot sichtbar werdenden Körperchen in den Alveolarwaben. Er bildet (Taf. XXVII Fig. 14—17) auch die verschiedenen Stadien der Umbildung dieser Körperchen ab und sieht in derselben einfach einen Verquellungsvorgang.

Zone (A Z) von Stentor niger Ehrbg. vor und zeigt in den erwähnten Zwischenstreifen Reihen von Basalkörperchen (B), die durch Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt sind. Man kann sie auch schon beim lebenden Tiere, besonders bei Stentor coeruleus Ehrbg., deutlich als stark lichtbrechende Körnchen an der Wimperbasis wahrnehmen. Sie besitzen etwa birnförmige Gestalt und sind, wie aus dem Längsschnitt (Fig. 10 b, B) hervorgeht, in dem homogenen Ektoplasma (Ec) eingebettet. Dabei liegen sie tiefer als die ziemlich oberflächlich verlaufenden Myoneme (M) und etwas seitlich von diesen. Ein Blick auf Fig. 10 a zeigt, daß die Basalkörperchen nnd dementsprechend auch die Cilien in den Körpercilienreihen enger bei einander stehen, als in den Cilienreihen des Stirnfeldes. Daß die Cilien hier kürzer seien als dort, wie Johnson (1893, p. 486) angiebt, konnte ich nicht beobachten. Dieser Forscher scheint übrigens die Basalkörperchen schon richtig gesehen und als solche erkannt zu haben; denn er beschreibt an der Basis der Cilien von Stentor coeruleus Ehrbg. „a thickened basal piece (›Fußstück‹)", wovon er auf Pl. XXIII Fig. 7 auch eine gnte Abbildung giebt.

Es verläuft je ein Myonem unter jeder Cilienreihe, mit Ausnahme einer einzigen (Fig. 10 a und b, Rc), welche parallel der adoralen Zone (A Z) an der Grenze des sog. Peristomstreifens gegen das Stirnfeld (St) hinzieht. Nach den Angaben Schuberg's (1891, p. 206) wird die adorale Zone bei Stentor coeruleus Ehrbg. „nach innen, d. h. gegen das Peristomfeld zu, durch einen blauen Streifen begrenzt, innerhalb dieses aber, und zwar parallel mit ihm, verläuft ein pigmentfreier Streifen, der mir etwas breiter als die gewöhnlichen Zwischenstreifen zu sein und unter dem eine Fibrille zu fehlen scheint; auch dieser Streifen, den ich als „Randstreifen" bezeichne, wird nach innen zu wieder von einer schmalen pigmentierten Zone begrenzt". Schuberg erkannte also richtig, daß in diesem „Randstreifen" kein Myonem vorhanden sei, während ein solches allen übrigen Zwischenstreifen zukommt. Daß aber in dem von ihm entdeckten Randstreifen eine Cilienreihe verläuft, wie Fig. 10 a u. b (Rc) zeigen, scheint ihm entgangen zu sein; denn weder in seiner Beschreibung, noch in seinen Abbildungen ist etwas davon zu erkennen. Nach ihrer Lage im Randstreifen werden wir die beschriebene Wimperreihe wohl am besten als „Randcilienreihe" bezeichnen. Die Cilien der Randcilienreihe, von der auch Johnson (1893, p. 503) bei der Beschreibung des Peristoms nichts erwähnt, stehen ziemlich dicht, wie die nahe Aneinanderlagerung der Basalkörperchen zeigt.

Von der adoralen Membranellenzone gab Schuberg (1891,

p. 207—220) in seiner Arbeit über Stentor coernleus EHRBG. eine sehr eingehende, später auch von JOHNSON (1893, p. 490—491) in den wesentlichsten Punkten bestätigte Schilderung, die mit meinen Beobachtungen an Stentor niger EHRBG. so gut übereinstimmt, daß ich seinen Angaben nicht viel Neues hinzuzufügen habe. Die einzelnen Membranellen der adoralen Zone (Fig. 10b, Ml) lassen eine „ungefähr dreieckige, etwas gegen das Peristomfeld zu gekrümmte Gestalt erkennen". Beim lebenden Tier stellen sie ganze Plättchen vor; unter dem Einfluß der meisten Reagentien jedoch tritt die bekannte Zerfaserung der Membranellen auch bei Stentor ein. Die von BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF (1889, p. 1335) entdeckte und von SCHUBERG (1891, p. 207) eingehender geschilderte Erscheinung, daß die Membranellen von Stentor aus zwei Reihen von Fasern bestehen, was auf eine Konkrescenz aus zwei Cilienreihen hinweist, kann ich ebenfalls bestätigen, wie meine Fig. 10c (Ml) zeigt. Unter den Membranellen befinden sich Basalsäume, die nach SCHUBERG (1891. p. 208) „in ihrer Mitte durch eine äußerst feine dunkle Linie in zwei parallele schmale Bänder zerlegt erscheinen". Obgleich SCHUBERG (1891, p. 215) geneigt ist, mit BÜTSCHLI (1889, p. 1336) anzunehmen, daß die Basalsäume der Infusorien den „Fußstücken" ENGELMANN's (1880) entsprechen, so bemerkt er doch ausdrücklich, daß ihm „bei den Basalsäumen eine Trennung in einzelne »Fußstücke«" nicht gelungen sei. Denselben negativen Erfolg hatten auch die hierauf gerichteten Untersuchungen JOHNSON's (1893, p. 491), der außerdem nicht im stande war, die bilamellöse Struktur der Membranellen bei Stentor nachzuweisen. Die von mir angewendete Eisenhämatoxylinmethode ermöglichte mir nun, den Beweis zu liefern, daß die Basalsäume bei Stentor aus zwei parallelen Reihen von „Fußstücken" oder Basalkörperchen bestehen, wie an meinen Figuren 10a—c (Bs) deutlich zu erkennen ist. Der Längsschnitt durch die adorale Zone (Fig. 10c) zeigt außerdem noch, daß die Membranellen in Vertiefungen der Oberfläche eingesenkt sind. Nun bleibt uns noch die eigenartige Beziehung der Membranellen zum Plasmaleibe zu besprechen übrig. Hier kann ich die Angaben SCHUBERG's (1891, p. 209—210) bis ins kleinste Detail bestätigen, weshalb ich mich im folgenden hauptsächlich an seine Beschreibung halten will. Man sieht in Fig. 10b—c, daß sich „die Membranelle (Ml) in Gestalt eines etwa dreieckigen Plättchens (Bl) in die Tiefe des Körpers fortsetzt. Dieses Plättchen, welches ich als »Basallamelle« bezeichne, ist, wie gesagt, ein Dreieck, dessen Basis durch den »Basalsaum« (Bs) der zugehörigen Membranelle gebildet wird und dessen

Schenkel gegen das Körperinnere zu leicht gebogen sind. Die Spitze des Dreieckes läuft in ein kurzes feines Fädchen aus, das »Endfädchen« (Ef), welches sich leicht gegen das Vorderende des Tieres zu krümmt." Ferner läßt sich feststellen, „daß die sämtlichen Endfädchen der Basallamellen sich vermittelst einer Fibrille (Bf) vereinigen, welche der adoralen Zone in ihrem ganzen Verlaufe folgt" und als „Basalfibrille" bezeichnet wird. Während Schuberg fand, daß Basallamellen und Basalfibrille „in ihrem optischen Verhalten" beide gleich erscheinen, so färbten sich Basalfibrille und Endfädchen mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, die Basallamellen dagegen nur hellgraubraun. Auf die Funktion dieser komplizierten Apparate in der adoralen Membranellenzone werde ich in dem allgemeinen Teile (cfr. p. 133—137) erst näher eingehen.

Morphologisches: Zu meinen Untersuchungen benutzte ich außer Stentor coeruleus Ehrbg., St. polymorphus M., St. Roeselii Ehrbg., vor allem Stentor niger Ehrbg., weil mir diese Art nicht nur in großer Menge zur Verfügung stand, sondern weil sie sich für das Studium der Wimperapparate weit geeigneter erwies, als die großen, sehr kontraktilen Stentorarten. Dies ist dem Umstande zu verdanken, daß die Myoneme bei Stentor niger Ehrbg. viel schwächer ausgebildet sind, und dadurch der Bau der Cilien leichter zu erkennen ist.

Was nun den Bau des Ektoplasmas (Ec) betrifft, so stimmen meine Untersuchungen hierüber sehr gut mit den Angaben Johnson's (1893, p. 479) überein. Dieser Forscher fand nämlich, daß das Ektoplasma „is of denser structure and of a firmer consistence than the endoplasm" und daß „implanted in its substance are the contractile threads and the »roots« of the cilia". Auch mir erschien das Ektoplasma vollständig homogen und ich konnte ebensowenig wie Johnson (1893, p. 480), trotz eifrigen Bemühens, weder im Leben noch auf Schnitten eine Andeutung der von Bütschli (1889, p. 1262 und 1298, Fig. 14 d) beschriebenen und abgebildeten Alveolarschicht nachweisen, welche „relativ sehr dünn und entsprechend fein strukturiert" sein soll. Schuberg, der den Stentor coeruleus Ehrbg. sehr eingehend studiert hat, spricht sich über den feineren Bau des Ektoplasmas überhaupt nicht aus.

Das Ektoplasma ist der Sitz des Pigmentes. Dieses tritt bei Stentor niger Ehrbg. in Form kaffeebrauner Körnchen auf, wie Bütschli (1889, p. 1475) richtig vermutete, während Stein die körnige Beschaffenheit des Pigmentes leugnete und vielmehr eine gleichmäßige Imprägnation der Rippenstreifen durch den Farbstoff annahm.

Die braunen Pigmentkörnchen bedecken die Rippenstreifen gleichmäßig und ebenso auch die erhabenen Stellen zwischen je zwei Membranellen in der adoralen Zone, während die Zwischenstreifen nnd der Boden der Membranellen selbst frei davon sind. Durch Chloroform wird der Farbstoff als rote Lösung vollständig extrahiert, so daß auf Paraffinschnitten nichts mehr davon zu erkennen ist.

Im Ektoplasma liegen ferner die Myoneme (M). Nach Bütschli (1889, p. 1298, Fig. 14d) sollen dieselben in einem Kanal längs zu einer Cilienreihe verlaufen, wobei sie „bis dicht an die Pellicula unter der Cilienreihe" heranreichen. Ich fand bei Stentor niger Ehrbg., sowie anch bei den übrigen Stentorarten, die Myoneme ebenfalls dicht nnter der Oberfläche im Ektoplasma verlaufen, konnte aber nie, weder beim lebenden Tiere, noch auf gefärbten Präparaten, etwas von einem Kanal beobachten, worin ich mit Johnson (1893, p. 485) übereinstimme, dem es auch trotz aller Bemühung nicht gelang „to find the least evidence of such a structure". Der Querschnitt der Myoneme ist kreisrund.

Das Endoplasma (En) ist fein vacuolär. In ihm finden sich die bei Stentor niger Ehrbg. zahlreich vorhandenen Zoochlorellen (Fig. 10b, Z).

Spirostomum Ehrbg.

Fig. 11 a—b.

Wimperapparat: Die schraubenförmige Längsstreifung der Spirostomeen hat ihre Ursache in dem Alternieren von erhabenen Rippenstreifen nnd furchenartigen Zwischenstreifen, in welchen die Cilien eingepflanzt sind und die Myoneme verlaufen. Unser Oberflächenbild (Fig. 11a) zeigt in den Zwischenstreifen die Basalkörperchen (B) der Cilien in Reihen seitlich von den Myonemen angeordnet. Auf Querschnitten (Fig. 11b) erkennt man in den Vertiefungen der Zwischenstreifen je eine Cilie mit dem zngehörigen Basalkörperchen. Dieses ist etwa eiförmig nnd liegt im Ektoplasma tiefer als das Myonem, wie bei Stentor niger Ehrbg

Die adorale Zone (Fig. 11a, AZ) besteht aus Membranellen, welche eine fächerförmige Gestalt haben, d. h. am freien Rande breiter sind, als an ihrer Basis (Fig. 11b, Ml). Im übrigeu zeigen sie einen ganz ähnlichen Bau, wie die Membranellen von Stentor niger Ehrbg. Man sieht auch bei ihnen einen Basalsaum (Bs), der aus zwei Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzt ist. Wir haben also auch bei den Membranellen von Spirostomum anzu-

nehmen, daß sie durch Verklebung zweier Cilienreihen entstanden seien. Unter dem Basalsaum ragt ein dreieckiges Plättchen, die Basallamelle (Bl) in das Endoplasma (En), um in einem Endfädchen (Ef) auszulaufen. Alle Endfädchen scheinen, wie bei Stentor, an ihrem unteren Ende durch eine Basalfibrille vereinigt zu werden; doch bin ich nicht ganz sicher, ob nur eine einzige Basalfibrille oder etwa mehrere vorhanden sind. Die Basallamellen färben sich bei Spirostomum in Übereinstimmung mit Stentor hellbraun, während die Endfädchen und Basalfibrillen eine tiefschwarze Färbnng mit Eisenhämatoxylin annehmen.

Morphologisches: Untersucht wurden Spirostomum ambiguum Ehrbg. und Sp. teres Ehrbg., welche in ihrem Bau keine Verschiedenheiten aufweisen; Spirostomum ambiguum Ehrbg. eignete sich durch seine Größe besser.

Das Ektoplasma besteht aus einer homogenen, den Körper nach außen bedeckenden Pellicula. Darunter scheint unmittelbar das Corticalplasma zu liegen, welches unter den Rippenstreifen zahlreiche kleinste Körnchen (J) enthält, die sich mit Neutralrot intra vitam intensiv dunkelrot färben und mit Eisenhämatoxylin eine dunkelbraune Färbung zeigen.

Das Endoplasma (En) ist reich an großen Vacuolen nnd erinnert dadurch an den Bau gewisser Pflanzenzellen; die Vacuolen nehmen von innen nach außen an Größe ab.

Die den Körper spiral umziehenden Myoneme (M) verlaufen in den Zwischenstreifen im Ektoplasma dicht unter der Oberfläche. Außer diesen Längsmyonemen scheint auch noch eine Art Ringmuskelschicht ausgebildet zu sein, indem auf dem Querschnitt (Fig. 11b) einzelne schwarze Fasern (Mr) im Corticalplasma anftreten, welche vielleicht als Myoneme aufzufassen sind. Mit der adoralen Zone zieht rechts und links je ein stärkeres Myonem (Mz) hin. Vielleicht bewirken diese „zonalen" Myoneme, wie wir sie nennen wollen, die wiederholt beobachtete Torsion des Spirostomum (Bütschli 1889, p. 1794), von der Stein annahm, daß sie darauf beruhe, daß sich nicht die Myoneme aller Körperstreifen gleichzeitig kontrahieren, wie bei normaler Zusammenziehung, sondern nur eine Anzahl benachbarter. Bei solchen Spirostomeen erfolgt also die Kontraktion längs eines den Körper schraubig umziehenden Bandes nach Art des Vorticellenstieles. Die Wirkung eines solchen Bandes ist vielleicht auf die beiden starken zonalen Myoneme zurückzuführen.

Stylonychia Ehrbg.

Fig. 12 a—e.

Wimperapparat: Wenn wir zunächst den Bau der adoralen Zone betrachten, so ist bekannt, daß diese auf dem linken Rande des Peristoms nach vorne ziehend das Vorderende umgreift und sich noch ein Stück auf der rechten Körperseite nach unten fortsetzt. Sie besteht, wie bei den Heterotrichen, aus Membranellen, was zuerst Sterki (1878, p. 44—47) nachwies. Die Form der einzelnen Membranellen ist im großen Ganzen die eines dreieckigen Plättchens, welches bei der hier untersuchten Stylonychia histrio O. F. M. (Fig. 12b, Ml) einigermaßen an die Gestalt eines Haifischzahnes erinnert. Bezüglich des feineren Baues finden wir hier zum Teile ganz dieselben Einrichtungen, die wir schon bei den Membranellen der Heterotrichen kennen gelernt haben. Die Membranellen zeigen eine feine Streifung. Sie erheben sich über „Leisten einer stark lichtbrechenden Substanz", wie schon Engelmann (1880, p. 506) beschrieb. Meine Untersuchungen ergaben nun, daß diese Leisten durch die Aneinanderlagerung schwarzer Körnchen gebildet werden, welche als Basalkörperchen aufzufassen sind. Wir haben hier also ebenfalls einen charakteristischen Basalsaum (Bs), wie auch Engelmann vermutete. Die Übereinstimmung mit den Membranellen der Heterotrichen erstreckt sich interessanterweise auch auf die Thatsache, daß der erwähnte Basalsaum aus zwei Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzt wird. Dies ist auf Oberflächenbildern (Fig. 12a, Bs) und Längsschnitten durch die adorale Zone (dieselbe Figur 12a, am oberen Rande [Bs]) deutlich zu erkennen. Wir dürfen deshalb auch für die Membranellen von Stylonychia annehmen, daß sie ihre Entstehung der Konkrescenz zweier Cilienreihen verdanken. Die bilamellöse Struktur der Membranellen sah auch Schuberg (1891, p. 213) bei mehreren Hypotrichen und vermutete, daß sie allgemein verbreitet sei. Die Basalkörperchen des Basalsaumes sind in einer homogenen Substanz eingebettet, welche eine ektoplasmatische Verdickung vorstellt und vielleicht der Basallamelle (Bl) der undulierenden Membranen entspricht; sie ist hier nur sehr wenig ausgebildet. Manchmal konnte ich auf Längsschnitten durch die adorale Zone (Fig. 12a, oberer Rand) deutlich wahrnehmen, wie von dem Basalsaume jeder Membranelle eine feine schwarze Linie (Bf) in das Endoplasma hineinzieht. Die „Basalfasern", wie wir diese Linien nennen wollen, scheinen alle nach der Richtung der Ursprungs-

stelle der adoralen Zone hin zu konvergieren, konnten aber nur eine kurze Strecke weit im Endoplasma verfolgt werden, wo sie frei endigen.

Von den undulierenden Membranen bei Stylonychia histrio O. F. M. habe ich besonders die große präorale Membran untersucht und auf Fig. 12a (Mbp) abgebildet. Die Streifung ist sehr deutlich und meist ist die ganze Membran in einzelne Fibrillenkomplexe zerfasert. An der Basis der Membran verläuft ein Basalsaum (Bs), der aus einer Reihe eng an einander liegender Basalkörperchen besteht, die in einer geringen Menge homogenen Ektoplasmas eingebettet liegen. Wie Querschnitte ergeben, besteht der Basalsaum aus nur einer Basalkörperchenreihe, was übrigens auch auf dem Oberflächenbild (Fig. 12a, Bs') zu erkennen ist. Dies weist darauf hin, daß diese undulierende Membran auch nur aus einer einzigen Cilienreihe ihren Ursprung nahm. Denselben Bau, wie die beschriebene präorale Membran, zeigen auch die beiden anderen undulierenden Membranen des Peristoms.

Im Anschluß an die Beschreibung der Peristomeinrichtung will ich erwähnen, daß sich auch bei den dort auftretenden Cilienreihen die Basalkörperchen deutlich zeigten. Sie sind kugelig und klein und gleichen denen der undulierenden Membranen vollständig, nur sind sie weiter von einander entfernt.

Was nun die Cirren, die charakteristischen Wimpergebilde der Hypotrichen betrifft, so stellen sie sich als dicke, gegen das freie Ende zugespitzte Bewegungsorgane dar. Ihr Querschnitt ist mehr oder weniger polygonal, kreisrund, elliptisch oder schmal bandförmig. Ein wichtiges Merkmal der Cirren ist die Eigenschaft, sich leicht in einzelne Fibrillen zerfasern zu lassen. Auf die Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen deutet auch die schon im Leben (Fig. 12e, Rc), aber noch besser am gefärbten Tiere (Fig. 12c, Sc) wahrnehmbare, feine Längsstreifung. An der Basis der Cirren sah Maupas (1883, p. 622 Anm.) eine feine Platte „de substance plus dense et plus opaque, qui correspond, sans doute, morphologiquement au plateau (Deckel, Basalsaum, Fußstücke) des cellules vibratiles". Es gelang mir, diese Vermutung Maupas' zu bestätigen, indem ich an der Basis der Cirren Basalkörperchen nachweisen konnte, die in ihrer Gesamtheit einen Basalsaum bilden. Fig. 12c (Bs) zeigt diese Verhältnisse an zwei großen Stirncirren (Sc); dabei ist leicht zu erkennen, daß die einzelnen Fibrillen je aus einem Basalkörperchen hervortreten. Wir dürfen

nach diesen Befunden wohl annehmen, daß die Cirren aus einem Büschel verschmolzener Cilien bestehen. Bezüglich der Verbindung der Cirren mit dem Plasmaleib hatte ENGELMANN (1880, p. 522) bei Stylonychia mytilus O. F. M. gefunden, daß von jeder Randcirre „eine äußerst feine und blasse, sicher nicht über 0,2 μ dicke, homogene, anscheinend weiche Faser“ ausgehe, „die ziemlich dicht unter dem Ektoplasma, in senkrecht zum Seitenrand des Körpers, der Bauchfläche parallel gerichtetem Lauf der Mittellinie des Leibes zustrebt“. Diese Beobachtung wurde von MAUPAS (1883, p. 622) für Euplotes bestätigt und auch auf die Aftercirren ausgedehnt, während SCHUBERG (1891, p. 214) „bei Urostyla grandis EHRBG. bei allen Cirren fädchenartige Verlängerungen in das Körperinnere aufgefunden“ haben will. Diese intracellulären Verlängerungen, die wir als „Basalfasern“ bezeichnen wollen, konnte ich ebenfalls für Stylonychia histrio O. F. M. an den Randcirren (Rc) nachweisen. Schon beim lebenden Tiere sieht man, daß diese Basalfasern (Fig. 12e, Bf) zwar der Körpermitte zustreben, aber sich dort nicht vereinigen, wie ENGELMANN vermutete. Sie ziehen nur eine Strecke weit ins Endoplasma (En) und laufen dort getrennt fein aus. Dies ist besonders deutlich an Eisenhämatoxylin-Präparaten zu sehen, wo die Basalfasern (Fig. 12d, Bf) sehr dunkel gefärbt sind. Die Substanz der Basalfasern scheint mir im Gegensatz zu der Annahme ENGELMANN's, welcher sie für „anscheinend weich“ hielt, ziemlich hart und widerstandsfähig zu sein, was ich aus ihrem starren Aussehen, ihrer starken Tingierbarkeit und aus der Thatsache schließen möchte, daß sie von Reagentien nur wenig angegriffen werden. Auf ihre vermutliche Funktion werde ich erst im allgemeinen Teile (cfr. p. 139—140) eingehen.

Schließlich haben wir noch der unbeweglichen, starren Rückenborsten bei Stylonychia zu gedenken, die bekanntlich als Tastorgane aufgefaßt werden. Sie sind in wenigen Längsfurchen auf den Rücken eingepflanzt, so daß sie auf einem Querschnitt (Fig. 12e, Rb) in den den Furchen entsprechenden Einkerbungen der Dorsalseite zu sehen sind. Dort entspringen sie als cilienartige Fädchen und durchbohren die Pellicula (P), um im Endoplasma (En) mit einem kugeligen Basalkörperchen (B) zu endigen. Diese vollständige Übereinstimmung der Rückenborsten mit den Cilien in ihrem Bau weist auf deren nahe Verwandtschaft hin, was in jüngster Zeit auch wieder von WALLENGREN (1901, p. 32, 54) hervorgehoben wurde.

Carchesium Ehrbg.

Fig. 13 a—e.

Wimperapparat: Wir wollen mit der Betrachtnng der Wimpereinrichtung im Peristom und in der Vestibulareinsenknng beginnen. Das Peristom eignet sich zn ihrem Stndinm wenig, weil es bei den fixierten Tieren stets so sehr zusammengezogen ist, daß von feineren Verhältnissen nicht viel zu erkennen ist. Um so besser läßt sich nun die Bewimperung der Vestibulareinsenkung nntersnchen. Als Vestibulum wird bei den Peritrichen nach Bütschli (1889, p. 1358) eine röhrenförmige Einsenkung derjenigen Körperpartie bezeichnet, an welcher Mund, After und Ansmündung der kontraktilen Vakuole liegen. Dieses kanalartige Vestibulum ist bei den Vorticellinen von ihrem Beginne am Ende der Peristomrinne aus eine kurze Strecke senkrecht nach unten gerichtet, verläuft aber dann horizontal im Körper weiter bis zur eigentlichen Mundöffnung, wo die Schlnndröhre beginnt und unter fast rechtwinkliger Abbiegung nach nnten hinzieht. Auf einem Längsschnitt durch das Vestibulum (Fig. 13b, V) erkennt man eine nndulierende Membran (Mb). Dieselbe erhebt sich über einem aus tiefschwarz gefärbten Basalkörperchen zusammengesetzten Basalsanme (Bs), der in eine aus homogenem Ektoplasma gebildete Basallamelle (Bl) eingepflanzt ist. Wie ein Querschnitt durch die Vestibulareinsenknng (Fig. 13a, V) zeigt, verlaufen in dieser zwei solche nndulierende Membranen (Mb). Jede derselben erhebt sich über einem Basalsanm (Bs), der sich aus je drei Reihen von Basalkörperchen zusammensetzt. Beide Basalsäume liegen in einer einheitlichen Basallamelle (Bl). Die Zusammensetzung der beiden Basalsäume dieser undulierenden Membranen in der Vestibulareinsenknng aus drei Reihen von Basalkörperchen ist auch sehr schön an Schnitten zu sehen, welche parallel dem Boden der Vestibulareinsenkung (Fig. 13c, V) geführt sind nnd die Decke dieser abgehoben haben, so daß man auf die Basalsäume (Bs) der beiden undulierenden Membranen von oben her sehen kann. Wie Fig. 13a zeigt, entspricht jedem Basalkörperchen des Basalsanmes (Bs) eine Fibrille in der undulierenden Membran (Mb). Da nun aber nach nnseren Befunden an den undulierenden Membranen nnd Membranellen anderer Infusorien jede Fibrille als Cilie aufznfassen ist, so dürfen wir annehmen, daß die beiden undulierenden Membranen in der Vestibulareinsenkung von Carchesium polypinum Ehrbg. ihre Entstehung der Konkrescenz dreier Cilienreihen verdanken. Wie stimmen nun unsere Befunde über die Vestibularbe-

wimperung mit den Untersuchungen früherer Forscher überein? Nach der Darstellung BÜTSCHLI's (1889, p. 1385—86), welche sich auf eigene Beobachtung, sowie auf die früherer Forscher stützt, setzen sich von der Peristomrinne aus „beide Reihen Wimpergebilde in schraubigem Verlauf bis ans innere Ende des Vestibulums fort" und es „erfährt die äußere oder zonale Reihe der Spirale kurz vor dem Vestibulareingange eine Umbildung zu einer Membran". Daß sich nun auch die innere oder „parorale" Reihe als undulierende Membran im Vestibulum erkennen läßt, davon scheint bisher nichts bekannt gewesen zu sein. BÜTSCHLI erwähnt von ihrem Verhalten im Vestibulum wenigstens nichts.

Die häufig beschriebenen und auch von BÜTSCHLI (1889, p. 1385) erwähnten Borsten, cirrenartigen Gebilde und Cilien im Vestibulum und Schlund scheinen nach meinen Untersuchungen nirgends vorzuliegen. Nach meiner Ansicht sind alle diese Erscheinungen auf eine optische Täuschung zurückzuführen, welche durch Querschnittsbilder durch die beiden undulierenden Membranen im Vestibulum erzeugt wurden. Daß eine solche Täuschung sehr leicht möglich ist, davon habe ich mich selbst sowohl auf gefärbten Präparaten (Fig. 13 a, Mh), als auch beim lebenden Tiere, überzeugt.

Wie verhalten sich nun die beiden undulierenden Membranen des Vestibulums bei ihrem Übergang in die freie Peristomrinne? Wie schon oben erwähnt, ist es schwer, auf gefärbten Präparaten eine richtige Vorstellung von der Peristombewimperung zu bekommen. Alles, was man hier erkennen kann, ist, daß sich auf dem Querschnitt durch die Peristomrinne zwei schwarze Basalsäume (Fig. 13 a und b, Bs') zeigen, deren Zusammensetzung aus einzelnen Basalkörperchen kaum zu erkennen ist. Aus jedem dieser beiden Basalsäume entspringt ein Wimpergebilde, das im Querschnitt aus mehreren Fibrillen besteht. Wir haben hier, wenn auch weit undeutlicher, ähnliche Verhältnisse, wie auf Querschnitten durch das Vestibulum (Fig. 13 a, V). Dies läßt vermuten, daß auch die Peristombewimperung sich aus zwei undulierenden Membranen zusammensetzt, die sich unverändert in das Vestibulum fortsetzen. Für diese Ansicht spricht auch die Untersuchung am lebenden Tiere, wo es mir stets den Eindruck machte, daß die beiden im Peristom vorhandenen Wimpergebilde je aus einer undulierenden Membran bestehen.

Jede dieser beiden Membranen erscheint an ihrer Basis zusammenhängend, während ihr freier Rand sehr stark zerfasert ist, so daß leicht das Bild einer Cilien- oder Membranellenreihe vorgetäuscht werden kann. Eine solche Täuschung wird noch dadurch

begünstigt, daß am lebenden Tiere bei der Einstellung auf den optischen Längsschnitt der Querschnitt der beiden undulierenden Membranen den Eindruck zweier Cilien oder zweier sehr hoher Membranellen erweckt. Dieser Erscheinung ist es wohl vor allem zuzuschreiben, daß bisher die adorale Zone der Peritrichen als aus zwei Reihen von Cilien, resp. Membranellen (Bütschli 1889, p. 1339) zusammengesetzt beschrieben wurde. Doch vermutete schon Bütschli, „daß die einzelnen Wimpergebilde der Zone in ihrer basalen Hälfte zu einer zusammenhängenden undulierenden Membran vereinigt" seien. Für diese letztere Ansicht sprechen, wie schon bemerkt, meine Untersuchungen an Carchesium und Vorticella vollständig. Wie sich andere Peritriche in dieser Beziehung verhalten, darüber kann ich keine Auskunft geben; doch glaube ich, daß den geschilderten Verhältnissen eine weitere Verbreitung unter den Peritrichen zukommt.

Wir gehen nun zur Betrachtung des Wimperapparates am hinteren Wimperkranz von Carchesium polypinum Ehrbg. über. Von Engelmann (1880, p. 509) wurde derselbe als aus schief gestellten Reihen von Cilien bestehend beschrieben, wobei jede Cilie aus einem den „Fußstücken" der Flimmerzellen der Metazoen zu vergleichenden „Körnchen" entspringen soll. Bütschli (1889, p. 1339) beobachtete aber, daß der hintere Wimperkranz bei Carchesium aus schief gestellten „membranellenartigen Gebilden" zusammengesetzt sei. Die Richtigkeit der Ansicht Bütschli's kann ich bestätigen. Meine Fig. 13b (Mla) zeigt, daß die in Rede stehenden Wimpergebilde in der That einen membranellenartigen Bau aufweisen. Sie erheben sich über einem aus nur wenigen (wahrscheinlich nur drei) Basalkörperchen gebildeten Basalsaum (Bs"), wobei jedem Basalkörperchen eine Fibrille entspricht. Die einzelnen Basalkörperchen sind identisch mit den von Engelmann (1880, p. 509) beschriebenen „Körnchen" an der Cilienbasis. Wie ein Oberflächenbild (Fig. 13d, Bs") erkennen läßt, bestehen die Basalsäume nur aus je einer Reihe von Basalkörperchen und sind schief gerichtet. Auf einem Längsschnitt durch den Wimperkranz (Fig. 13e), wo die einzelnen membranellenartigen Gebilde (Mla) quer getroffen sind, kann man die Zusammensetzung der Basalsäume (Bs") aus je einer Reihe ebenfalls leicht wahrnehmen. Demnach wird der hintere Wimperkranz bei Carchesium aus membranellenartigen Wimperapparaten gebildet, welche durch Verschmelzung von wahrscheinlich je drei Cilien entstanden zu denken und schief zur Längsachse des Tieres angeordnet sind. Diese membranellenartigen Wimpergebilde sind meiner Meinung

nach von den Membranellen der adoralen Zone streng aus einander zu halten und ich möchte sie daher nicht als Membranellen bezeichnen, sondern für sie einen eigenen Namen „Membranulae“ vorschlagen. Die Gründe, die mich zu einer solchen Trennung veranlassen, sind hauptsächlich die, daß die Membranellen aus zwei Fibrillenreihen bestehen und die adorale Zone zusammensetzen, während die „Membranulae“ nur aus einer einzigen Reihe von Cilien gebildet werden und in keiner Beziehung zur adoralen Zone stehen. Auf die nähere Definition der „Membranulae“ werde ich im allgemeinen Teile (cfr. p. 137—138) eingehen.

Die Bewimperung am hinteren Wimperkranze tritt bei den gestielten Vorticellinen bekanntlich nur auf, wenn sich das Tier vom Stiel loslösen und frei umherschwimmen will. Auf diesen Zustand bezieht sich natürlich auch die soeben gegebene Beschreibung der Membranulae. Wenn sich das Tier von neuem festsetzt, so verschwinden die Cilien, indem sie entweder abgeworfen oder, wie Wallengren (1901, p. 24) annimmt, allmählich eingezogen werden. Nach dem Verschwinden der Membranulae sind die Basalsäume noch längere Zeit zu erkennen; ein solches Stadium zeigt z. B. unsere Fig. 13d. Allmählich wird der Basalsaum jedoch undeutlicher und erscheint schließlich nur noch als homogener Ring, der nach Brauer (1886, p. 505) den Namen „hinterer Wimperring“ (Fig. 13a, W) trägt.

Morphologisches: Zu meinen Untersuchungen über den feineren Bau der Peritrichen benützte ich Carchesium polypinum Ehrbg. und Vorticella nebulifera O. F. M. Da beide Gattungen übereinstimmende Bauverhältnisse zeigten, so habe ich mich auf die Beschreibung des koloniebildenden Carchesium beschränkt.

Was nun die verschiedenen Plasmaschichten betrifft, so bedeckt den Körper nach außen eine deutlich sichtbare Pellicula (P). Von der im Leben leicht wahrnehmbaren Querringelung derselben ist auf meinen Präparaten nichts mehr zu erkennen, ebensowenig von der dicht unter der Pellicula gelegenen Körnerschicht. Das Corticalplasma (Co) erreicht, wie auch Bütschli (1889, p. 1277) erwähnt, am Hinterende eine starke Verdickung, indem es dort das ganze Gebiet zwischen Pellicula (P) und Myonemenschicht (M) einnimmt. Es zeigt einen ziemlich homogenen, etwas faserigen Bau, wobei die Faserung (Fig. 13a und b, Co) radial verläuft. Eine ungefähr kegelförmige Corticalplasmaanhäufung (Cok) findet sich über der Wurzel des Stielmuskels mit der Spitze gegen das Endoplasma (En) gerichtet. Dieses letztere ist feinwabig gebaut und reich an kleineren und größeren Körnchen (J).

Der Stielmuskel (Fig. 13a, Ms) zeigt bei Eisenhämatoxylinfärbung ein homogenes, tiefschwarzes Aussehen; von einer fibrillären Struktur, wie sie Bütschli (1889, p. 1310) vermutet, ist nichts wahrzunehmen. Neben dem Stielmuskel verläuft innerhalb der hellgefärbten, verworren faserigen Stielscheide (Ss) an einer Seite ein Körnchenstreifen (Ks), der auch von Bütschli (1889, p. 1308) beschrieben wurde und dessen einzelne Körnchen bei Vitalfärbung mit Neutralrot eine dunkelrote Farbe annehmen, wie schon Prowazek (1897, p. 193) feststellte. Bei Tieren, welche den hinteren Wimperkranz entwickelt und sich von dem Stiele losgelöst haben, ist der Stielmuskel in den Präparaten noch als ein schwarzgefärbter Pfropf (Fig. 13b, Msp) am Hinterende des Körpers zu erkennen; von der Stielscheide (Ss) sind nur kleine Überreste am Hinterende zurückgeblieben. Von der Ursprungsstelle des Stielmuskels aus ziehen mehrere Myoneme (M) gegen den hinteren Wimperkranz gerichtet und von da dem Körper entlang bis zum Peristom. Dabei verbinden sie sich nicht mit dem hinteren Wimperring (W), sondern ziehen in einiger Entfernung von diesem nach oben (Fig. 13a, b, e; M); dies konstatierte schon Brauer (1886, p. 506) ganz richtig, während es Bütschli (1889, p. 1295—96) mit Unrecht bezweifelte. Ungefähr in der Mitte der Strecke zwischen Stielmuskelanfang und Wimperring teilt sich jedes Myonem einmal dichotomisch in zwei gleich starke Äste, die eine kurze Strecke über dem Wimperring die Oberfläche beinahe erreichen und dann entlang dieser bis an das Peristom ziehen.

Bei dieser Gelegenheit habe ich noch eine Beobachtung zu erwähnen, die ich am freien Rande des Peristomsaumes (Ps) machte. Man sieht hier auf Eisenhämatoxylinpräparaten eine schwarz gefärbte Verdickung (Fig. 13b, Psr) der Pellicula am Peristomsaumrande. Ich möchte vermuten, daß wir hierin eine Kontraktionseinrichtung zu erblicken haben, die den Peristomsaum sphincterartig zu verengern vermag. Weitere Anhaltspunkte, als die mit den Myonemen übereinstimmende Färbung und die hypothetische Notwendigkeit einer in diesem Sinne wirkenden Einrichtung, habe ich für diese Deutung der erwähnten Pellicularverdichtung nicht. Eine andere sphincterartig wirkende Kontraktionsvorrichtung in Gestalt von Myonemen konnte ich ebensowenig wahrnehmen, wie Bütschli (1889, p. 1296).

Allgemeiner Teil.

I. Wimpereinrichtung.

A. Wimperapparate der Infusorien.

Cilie.

Die Cilien der Infusorien stellen äußerst feine, haarartige Fädchen von plasmatischer Substanz vor nnd sind als kontraktile Primitivfibrillen oder Myofibrillen (APÁTHY 1897, p. 700) anfzufassen. Sie unterscheiden sich vom übrigen Protoplasma durch ihre Doppelbrechnng nnd größere Konsistenz, die sich in der stärkeren Widerstandskraft gegen gewisse Reagentien (z. B. Soda) zu erkennen giebt. Im Leben wie in gefärbten Präparaten erscheinen sie vollständig homogen. Nach TÖNNIGES (1898, p. 130) sollen dagegen bei Opalina die Cilien „ans abwechselnd helleren nnd dunkleren Abschnitten, welche eine regelmässige Aufeinanderfolge erkennen lassen", bestehen. Von einer solchen Struktur der Wimpern konnte ich aber ebensowenig etwas sehen, als alle früheren Untersncher (BÜTSCHLI 1889, p. 1326), nnd möchte daher an der Homogenität der Cilien festhalten. Bezüglich der Form der Cilien herrschen noch immer zwei verschiedene Ansichten. Anf der einen Seite nimmt man an, daß die Wimper von ihrer Basis bis an die Spitze gleich dick sei, während nach der Meinnng der anderen die Cilie an der Spitze haarförmig anslaufe. Der erstere Fall ist bei den Geißeln der Flagellaten der gewöhnliche; dagegen scheint bei den Cilien der Infusorien eine haarförmige Zuspitzung weiter verbreitet zn sein. BÜTSCHLI (1889, p. 1324) nimmt an, daß sich bei den Ciliaten beide Fälle vorfinden. MAUPAS (1883, p. 535) glanbt, daß die Cilien von der Basis bis zur Spitze gleich dick seien. Dagegen beobachtete TÖNNIGES (1898, p. 130), daß die Cilien von Opalina sehr wahrscheinlich „nur gegen das Ende zu ein wenig zugespitzt seien". Auch mir machte es den Eindruck, als ob bei den von mir untersuchten Formen die Cilien am Ende stets fein ausliefen, wie auch meine Abbildungen erkennen lassen.

Die Anordnung der Cilien ist bei den Infusorien stets eine sehr regelmäßige. Meist stehen sie in Reihen, welche auf dem Körper meridional, schranbenförmig oder sonst wie verlaufen. Nnr aus-

nahmsweise fehlt die Reihenanordnung, so z. B. bei Paramaecium, wo die Cilien den Körper gleichmäßig, aber stets in gleichen Abständen von einander entfernt, bedecken und je in der Mitte eines regelmäßig begrenzten Feldchens (cfr. p. 91, Fig. 6a, F.) stehen.

Die Cilien liegen in Vertiefungen der Oberfläche, was sich bei den Infusorien nach meinen Beobachtungen als allgemein gültige Regel aufstellen läßt. Bei Paramaecium (cfr. p. 91) kommt das dadurch zu stande, daß die einzelnen Feldchen, aus deren Mitten die Cilien entspringen, grubenförmig vertieft sind. Bei der Mehrzahl der Infusorien jedoch sind die Cilien in Furchen eingepflanzt, die im Verlaufe der Cilienreihen hinziehen und der Oberfläche eine eigenartige Skulptur verleihen. Die Furchenbildung ist geradezu abhängig von dem Vorhandensein der Cilien, worauf wir schon bei Chilodon (cfr. p. 86) hingewiesen haben. Wir konnten dort feststellen, daß die nackte Rückenseite vollständig glatt ist, während die bewimperte Bauchfläche Furchen zeigt, und zwar ist bei dem mit vollständig bewimperter Bauchfläche versehenen Chilodon cucullulus O. F. M. (Fig. 3c) auch die Furchung derselben eine vollständige, wogegen bei Chilodon uncinatus Ehrbg. (Fig. 3b) die nackten Seiten und die unbewimperte Mitte der Bauchfläche dementsprechend auch keine Furchen zeigen.

Wenden wir uns nun zu der Verbindung der Cilien mit dem Körper der Infusorien! Früher nahm man fast allgemein (Dujardin, Kölliker, Stein, Häckel, Ffommentel, Simroth, Zeller, Kent, Maupas) an, daß die Cilien die Pellicula durchsetzen. Bütschli (1889, p. 1325) leugnete dagegen in seinem großen Protozoënwerke eine solche Durchbohrung, da „die direkte Beobachtung, wie andere Gründe“ dafür sprechen, daß „ihre Substanz kontinuierlich mit der der Pellicula“ zusammenhänge. Die neueren Untersuchungen scheinen nun die Angaben der älteren Forscher zu bestätigen. So verlegt Johnson (1893, p. 479) bei Stentor coeruleus Ehrbg. den Ursprung der Cilien in das Ektoplasma, indem er sie als „implanted in its substance“ beschreibt. In gleicher Weise durchsetzen die Cilien nach Tönniges (1898, p. 129) die äußere Körperschicht. Dieselbe Ansicht spricht Pütter (1900, p. 251) und in neuester Zeit auch Lang (1901, p. 114) aus. Ebenso läßt Verworn (1901, p. 86, 161) in seiner Pütter'schen Textfigur von Paramaecium die Cilien durch die Pellicula hindurchtreten. Bei allen von mir untersuchten Formen fand auch ich, daß die Wimpern die äußeren Ektoplasmaschichten durchsetzen, so wie das an allen Querschnittsbildern (Fig. 1b, c; 2b, d; 3b, c; etc.) deutlich zu sehen ist. Die Durchbohrung erfolgt

bei Ciliaten mit Alveolarschicht (Prorodon, Bursaria) so, daß die Cilie innerhalb einer Alveolarkante verläuft. Eine Beziehung der Cilien zu den Alveolarkanten nimmt auch Bütschli (1889, p. 1327) an, während sie Schuberg (1886, p. 355) bei Bursaria (cfr. p. 100) mit Unrecht leugnet.

Über die Endigung der Cilien im Plasma, nachdem sie die Pellicula durchsetzt haben, hatte man bis jetzt keine richtige Vorstellung. Man suchte vergeblich nach einer Übereinstimmung der Cilieninsertion der Protozoen mit den Einrichtungen, welche bei den Wimperzellen der Metazoen vorliegen. Engelmann (1880, p. 507—509), nach dessen Angaben die Wimpern der Flimmerzellen der Metazoen aus körnchenartigen Verdickungen, die er „Fußstücke" nannte, entspringen, fand einen ähnlichen Zusammenhang der Cilien mit Fußstücken auch an dem hinteren Wimperkranz bei Carchesium polypinum Ehrbg., wie wir schon früher (cfr. p. 116) erwähnten. Dies ließ vermuten, daß eine solche Einrichtung bei den Infusorien weiter verbreitet sei. Engelmann (1880, p. 506) selbst hatte jedoch bei der Auffindung solcher Fußstücke oder Basalkörperchen unter den Ciliaten keinen weiteren Erfolg und betrachtete deshalb bei ihnen „die Cilien als direkte Verlängerungen des Protoplasmas". Bütschli (1889, p. 1326—27), nach dessen früherer Ansicht die Cilien gewöhnlich auf kleinen Papillen der Oberfläche entspringen, hielt es für fraglich, „ob diese Cilienpapillen dem zu vergleichen sind, was man an den Cilien der Flimmerzellen höherer Tiere als Fußstücke beschrieben hat"; vieles scheint ihm „eher darauf hinzuweisen, daß der sog. Basalsaum mit der Alveolarschicht der Infusorien vergleichbar ist". Dieser Ansicht schließt sich Verworn (1891, p. 180) in seinen „Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung" an, indem er die Alveolarschicht der Ciliaten geradezu als „Teile eines Mechanismus" für die Flimmerbewegung auffassen möchte, eine Ansicht, die schon aus dem Grunde nicht haltbar ist, weil ja bekanntlich die Alveolarschicht auch an Stellen ausgebildet sein kann, wo sich keine Cilien vorfinden, so z. B. in der Peristomeinsenkung von Bursaria. Johnson (1893, p. 486) fand an der Cilienbasis von Stentor coeruleus Ehrbg. „a thickened basal piece (›Fußstück‹)" nach Einwirkung von Osmiumsäure. Ohne Zweifel entspricht dieses Gebilde den von uns bei Stentor niger Ehrbg. näher beschriebenen Basalkörperchen, deren Vorhandensein auch ich beim lebenden Stentor coeruleus Ehrbg. feststellen konnte.

Tönniges (1898, p. 128) spricht bei Opalina von „kleinen, sich dunkler färbenden Punkten", welche „die Basen der Wimpern dar-

stellen". Ich vermute (cfr. p. 79), daß ihm hier die Basalkörperchen vorlagen, obgleich Tönniges selbst sich darüber nicht ausspricht und auch in seiner schematischen Textfigur nichts davon abbildet. Hoyer (1899, p. 100—102) hat die Basalkörperchen bei Colpidium colpoda St. zwar gesehen und abgebildet, aber nicht als solche erkannt; denn was er als Basalkörperchen beschreibt, sind ganz andere Gebilde, wie ich im folgenden beweisen werde. Nach Hoyer besteht die Oberfläche von Colpidium aus hellen Furchen und dunklen Leisten, die sich nach beiden Enden zu verschmälern. Bei differenter Färbung mit Eisenhämatoxylin „erscheinen nun die Leisten in dem hinter dem Munde gelegenen breiteren Abschnitte zweizeilig, im vorderen dagegen einzeilig. Die einzelne Zeile setzt sich wiederum nach Art der früheren Telegraphenzeichen aus einer Reihe von Punkten und Strichen zusammen, welche sich regellos sowohl in der einzelnen Zeile als auch in Beziehung auf diejenigen der Nachbarzeile folgen". Am Vorderende zeigt es sich, daß beide Zeilen zu einer einzigen zusammenfließen und nunmehr lediglich aus Punkten gebildet werden. Diesen Punkten entsprechen nun nach Hoyer auf Querschnitten „vereinzelte oder paarige intensiv gefärbte kurze Stäbchen, deren Stellung zur Zelloberfläche im großen und ganzen eine senkrechte ist. Diese eigentümlichen Gebilde stellen sich nun bei eingehender Prüfung als die Wurzeln der Cilien dar, welche selbst nur sehr schwach gefärbt erscheinen". Hoyer will sie deshalb mit den Basalkörperchen der Metazoenflimmerzellen verglichen wissen. Allein verschiedene Thatsachen sprechen gegen eine solche Deutung. Vor allem ist bekannt, besonders durch die eingehenden Untersuchungen Schewiakoff's (1889, p. 42), daß die Cilien den Körper von Colpidium in regelmäßigen einzeiligen Reihen bedecken, während nach der Beschreibung Hoyer's in der Hauptpartie des Körpers zweizeilige Cilienreihen vorhanden wären, die nach vorne einzeilig würden, eine Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Cilien, die schon an und für sich sehr unwahrscheinlich und bei keinem anderen Infusor zu finden ist. Außerdem liegen die Cilien in den Furchen der Oberfläche, während sie Hoyer auf die Leisten verlegt. Ferner weist Hoyer selbst noch darauf hin, daß es nach seiner Erklärungsweise noch unentschieden bleibe, „welche Bedeutung den Strichen zukommt, welche sich zwischen den Punkten der Doppelzeilen finden". Endlich kann ich auf Hoyer's Querschnitt (Fig. 3), der ja beweisend für die Basalkörperchennatur der in Rede stehenden Gebilde sein soll, absolut keine Beziehung zu den Cilien finden. Alle diese Punkte lassen sich

gegen HOYER's Ansicht ins Feld führen. Und dennoch hat er die Basalkörperchen gesehen und gezeichnet. Wie wir schon oben erwähnten, liegen bei Colpidium die Cilien in den Furchen der Oberfläche, nnd hier finden wir anch anf HOYER's Fig. 1 je eine Reihe feiner Punkte, die er bei der Erklärung dieser Figur nicht erwähnt, während er bei der Beschreibnng der Fig. 2 mitteilt, daß die Fnrchen „in regelmäßigen Abständen von sich etwas dunkler färbenden Querlinien in eine Reihe von Qnadraten geteilt“ werden, „in deren Mitte ein feines Pünktchen sichtbar ist“. Diese Pünktchen, über deren Natur HOYER nichts aussagt, sind nun gerade die gesuchten Basalkörperchen. Was dagegen HOYER als Basalkörperchen angesehen hat, sind ektoplasmatische Gebilde, die meiner Meinung nach eher mit den von mir bei Glaucoma (cfr. p. 91; Fig. 5, J) erwähnten, kngelförmigen Inhaltskörpern des Corticalplasmas zu vergleichen sind, denen sie bezüglich der Färbung und der Lage in den Rippenstreifen vollkommen entsprechen. Auf diese Gebilde führe ich auch die für Colpidium behauptete Alveolarschicht BÜTSCHLI's und SCHEWIAKOFF's (1889, p. 43) zurück. Denn schon ein Blick auf SCHEWIAKOFF's Figuren 65 und 66 zeigt, daß es sich bei dieser vermeintlichen Alveolarschicht nicht um einen Wabenbau handelt, sondern einfach um stäbchenförmige Gebilde, die senkrecht zur Oberfläche im Corticalplasma liegen. Hiervon kann man sich anch beim frischen Tiere unschwer überzeugen. Darin, daß ich das Vorhandensein einer Alveolarschicht bei Colpidium in Abrede stelle, stimme ich auch mit HOYER (1899, p. 102) überein.

Auf die Widerlegung des angeblichen Nachweises von Basalkörperchen dnrch PÜTTER (1900, p. 251) bei Paramaecium durch Vitalfärbung mit Neutralrot nnd Rubin-S brauche ich hier nicht mehr einzngehen, da ich auf PÜTTER's Versehen schon im speziellen Teile gelegentlich der Beschreibung von Paramaecium (cfr. p. 92) hingewiesen habe. Ebenso habe ich dort erwähnt, daß sich durch das PÜTTER'sche Schema von Paramaecium derselbe Irrtum auch in die neueste Auflage von VERWORN's „Allgemeine Physiologie“ (1901, Fig. 26, 56) eingeschlichen hat.

Obwohl der einwandsfreie Nachweis von Basalkörperchen an den Cilien der Infusorien früheren Untersuchern, wie wir eben gesehen haben, noch nicht geglückt war, so sind solche Körperchen dennoch überall an der Wimperbasis vorhanden. Dies zeigen meine Ergebnisse in überzeugender Weise. Es gelang mir bei sämtlichen Infusorien, die ich auf diese Verhältnisse hin prüfte, zu konstatieren, daß an der Wurzel der Cilien dieselben Körperchen ausgebildet sind,

die an der Basis der Wimpern bei den Flimmerzellen der Metazoen schon lange bekannt sind. Diese Basalkörperchen färben sich auch bei den Ciliaten mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz und halten den Farbstoff beim Differenzieren mit Eisenalaun lange fest. Im Leben sind sie infolge ihrer geringen Größe nur schwer als stark lichtbrechende Körnchen an der Wimperbasis wahrzunehmen; am schönsten sah ich sie so auf dem Stirnfelde eines Stentor coeruleus Ehrbg. Die Größe der Basalkörperchen ist bei den einzelnen Formen sehr verschieden; am größten fand ich sie bei Nyctotherus (cf. Fig. 8a), während sie bei anderen Infusorien (Chilodon, Fig. 3a; Paramaecium, Fig. 6a—c; etc.) meist bedeutend kleiner sind. Ebenso herrscht auch bezüglich der Gestalt der Basalkörperchen eine große Variabilität, indem wir kugelige (Chilodon, Coleps, Paramaecium, Nyctotherus, Bursaria), eiförmige (Opalina, Glaucoma, Stentor, Spirostomum) und birnförmige (Prorodon, Ophryoglena) Formen unter ihnen antrafen. In ihrer Form stimmen sie im großen Ganzen mit den von Engelmann (1880) untersuchten Fußstücken überein, während ich so komplizierte Formen, wie sie Frenzel (1886, p. 59–63) an Wimperzellen von Würmern, Echinodermen und Mollusken beschrieb, nie bei den Ciliaten beobachtete. Die Basalkörperchen liegen im Corticalplasma, wo ein solches gut ausgebildet ist (Opalina, Prorodon, Paramaecium, Ophryoglena). Tritt das Ektoplasma nur in Form einer dünnen Pellicula auf (Coleps, Chilodon, Stylonychia), so finden wir sie direkt unter dieser. Bei Infusorien, welche nur eine einheitliche, dicke Ektoplasmalage, die allen drei Ektoplasmaschichten anderer Ciliaten entspricht, aufweisen (Nyctotherus, Bursaria, Stentor), haben sie ihre Lage in diesem Ektoplasma. Auf die Funktion und Herkunft der Basalkörperchen werde ich erst in dem Abschnitte über die „Basalkörperchenfrage“ weiter unten näher eingehen.

Tastborste.

Als Tastborsten bezeichnet man bei den Ciliaten cilienartige Gebilde, die als starre Borsten dem Körper eingepflanzt und keiner Bewegung fähig sind. Da man Tiere, welche solche Borsten besitzen, durch Berührung derselben plötzlich in lebhafteste Bewegung versetzen kann, so nimmt man an, daß diese Gebilde gewissermaßen wie Tasthaare zur Perception von Reizen fähig sind. Derartige Tastborsten finden wir z. B. auf dem Rücken vieler Hypotrichen, wo sie als Rückenborsten bezeichnet werden. Von Stylonychia

histrio O. F. M. habe ich sie oben (cfr. p. 113) geschildert und auf Fig. 12c (Rb) abgebildet. Wir sahen, daß die Rückenborsten bezüglich des Baues vollständig mit den gewöhnlichen Cilien übereinstimmen, indem auch sie die Pellicula durchsetzen und in einem an ihrer Basis gelegenen Basalkörperchen endigen. Dieselbe Beobachtung machte ich auch an dem sog. hinteren Wimperbüschel vor Paramaecium caudatum Ehrbg. (cfr. p. 92), der ja ebenfalls als aus Tastborsten gebildet aufgefaßt wird. Auch bei dem seitlich abgeplatteten Loxodes rostrum O. F. M. konnte ich an der Basis der den ganzen Rand bedeckenden Tastborsten Basalkörperchen nachweisen. Diese morphologische Übereinstimmung der Tastborsten mit den Cilien läßt vermuten, daß wir in ihnen umgewandelte Cilien erblicken müssen, die ihre aktive Bewegung vollständig eingebüßt haben und nun als starre Borsten in den Dienst der Tastfunktion eingetreten sind.

Diese Ansicht sprach auch schon Maupas (1883, p. 542) für die von Sterki (1878, p. 49) als starre „dorsale Wimpern" beschriebenen Rückenborsten der Hypotrichen aus. Ihm schlossen sich auch für die Tastborsten anderer Infusorien Bütschli (1889, p. 1351) und Schewiakoff (1889, p. 62) an.

Ebenso sind auch nach den Angaben Johnson's (1893, p. 487) alle Tastborsten als modificierte Cilien aufzufassen. Er fand bei Stentor coeruleus Ehrbg., daß hier die als Tastborsten bekannten Gebilde gewissermaßen ein Übergangsstadium von Cilien zu echten Tastborsten vorstellen, indem sie häufig cilienartig bewegt werden, um dann plötzlich wieder als starre Tastborsten zu erscheinen. Wallengren (1901, p. 32) hat vor kurzem die Entstehung der Rückenborsten bei den Hypotrichen genau untersucht und gefunden, daß dieselben als „kleine, cilienähnliche, sich lebhaft bewegende Wimpergebilde" hervortreten. „Erst während ihrer späteren Entwicklung, wenn sie ihre definitive Länge beinahe erreicht haben und aus einander rücken, werden sie steif und starr". Nach diesem Forscher (1901, p. 54) ist also „ein genetischer Unterschied zwischen den Cilien und den Borsten nicht vorhanden". Hierdurch, sowie durch die Beobachtungen Johnson's an Stentor coeruleus Ehrbg. und durch den oben erbrachten Nachweis des übereinstimmenden feineren Baues ist die schon längst vermutete Homologie der Tastborsten mit den Cilien vollständig erwiesen.

Undulierende Membran

Unter undulierenden Membranen versteht man mehr oder weniger flächenhaft ausgedehnte Wimperapparate von meist rechteckiger

Form. Sie sind als bewegliche Hantsäume mit einer ihrer Längenseiten anf dem Ektoplasma des Tieres eingepflanzt, während die andere Längenseite als freier Rand nach außen ragt.

Immer stehen sie mit der Nahrungsaufnahme in Beziehung und werden dementsprechend meist in der Nachbarschaft des Cytostoms oder im Cytopharynx angetroffen.

Was ihren feineren Bau betrifft, so studieren wir ihn am besten au der präoralen Membran von Stylonychia (Fig. 12a, Mbp). Wir sahen hier (cfr. p. 112) eine feine Längsstreifung nnd teilweise, besonders am freien Rande, auch eine Zerfaserung in größere oder kleinere Partien. Die Zerfaserung geht manchmal so weit, daß es den Anschein hat, als ob die Membran ans lauter einzelnen Fibrillen zusammengesetzt sei, eine Erscheinung, die übrigens auch häufig schon am lebenden Tiere zu beobachten ist. Dies erweckt unwillkürlich die Vermutung, daß wir es hier mit einem Gebilde zu thnn haben, das seine Entstehung der Verschmelznng oder vielleicht besser Verklebung einzelner Cilien verdankt, wobei jede Fibrille einer Cilie entsprechen würde. Diese Vermutung gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß, wie wir oben (cfr. p. 112) sahen. unter jeder Fibrille ein mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbtes Körnchen nachgewiesen werden konnte. Diese Gebilde, die wir ohne Zweifel als die den einzelnen Cilien zugehörigen Basalkörperchen ansprechen dürfen, liegen an der Basis der Membran in einfacher Reihe und bilden so den Basalsaum (Fig. 12a, Bs'). Denselben Bau, wie die präorale Membran, weisen bei Stylonychia auch die innere und die endorale Membran auf. Wir dürfen annehmen, daß diese nndulierenden Membranen durch Verklebung je einer einfachen Cilienreihe hervorgegangen seien. Für diese Auffassung spricht auch folgender Befund. Im Peristom von Stylonychia verlaufen bekanntlich parallel mit den undulierenden Membranen noch zwei Cilienreihen, eine präorale und eine endorale. Die einzelnen Cilien mit ihren Basalkörperchen gleichen nun in ihrem Aussehen genau den einzelnen Fibrillen der undulierenden Membranen, mit dem einzigen Unterschiede, daß sie weiter von einander entfernt sind. Wir können uns demnach die Bildung der undulierenden Membranen bei Stylonychia leicht so vorstellen, daß an ihrer Stelle ursprünglich eine Cilienreihe vorhanden gewesen sei und daß sich die Cilien im Verlaufe der Phylogenese einander immer mehr genähert haben. Als sie endlich bis zur gegenseitigen Berührung zusammengetreten waren, bedurfte es nur noch einer Verklebung der benachbarten Cilien durch

eine plasmatische Substanz, und die undulierende Membran war in ihrer Bildung vollendet.

Von dieser einfachsten Form einer undulierenden Membran ausgehend können wir nun die undulierenden Membranen anderer Ciliaten leicht verstehen. Wir konnten überall die Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen wahrnehmen. Auch gelang es stets, einen zugehörigen Basalsaum nachzuweisen. Dieser bestand jedoch im Gegensatz zu der präoralen Membran von Stylonychia meist aus mehreren Reihen von Basalkörperchen. So fanden wir im Vestibulum von Carchesium und Vorticella zwei parallel verlaufende undulierende Membranen (cfr. p. 114; Fig. 13a—c, Mb), deren Basalsaum (Bs) aus je drei Reihen von Basalkörperchen gebildet wird, was auf die Entstehung dieser Membranen durch Concrescenz dreier Cilienreihen hinweist. Ferner sahen wir bei Glaucoma scintillans Ehrbg. (cfr. p. 90, Fig. 5) auf dem Querschnitt durch den Basalsaum (Bs) der peroralen Membran (Mbp), daß hier etwa fünf Basalkörperchen neben einander liegen, so daß der Basalsaum aus ebenso vielen Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzt ist. Wir müssen also annehmen, daß die perorale Membran bei Glaucoma aus der Verklebung von etwa fünf Cilienreihen hervorgegangen sei. In die Bildung der endoralen Membran (Mbe) von Glaucoma müssen mindestens zehn Cilienreihen eingegangen sein, da der Querschnitt durch den Basalsaum (Bs') aus mindestens zehn Basalkörperchen besteht. Ähnliche Verhältnisse zeigten sich auch bei der undulierenden Membran im Cytopharynx von Paramaecium (cfr. p. 93).

Aus alledem ersehen wir, daß sich bei den einzelnen Ciliaten an der Bildung der undulierenden Membranen eine verschiedene Anzahl von Cilienreihen beteiligt hat.

An der Basis der undulierenden Membranen findet sich nun meist noch eine homogene, ektoplasmatische Verdickung, die Basallamelle. Sie ist bei den undulierenden Membranen von Glaucoma (Fig. 5, Bl und Bl') gut ausgebildet, während bei der präoralen Membran von Stylonychia nichts von ihr wahrgenommen werden konnte. Die beiden undulierenden Membranen von Carchesium liegen in einer gemeinsamen Basallamelle (Fig. 13a—b, Bl). Die Basallamelle, auf deren äußerem Teile die Basalkörperchen des Basalsaumes liegen, dient wohl der undulierenden Membran zur stärkeren Befestigung am Körper des Tieres.

Wir wollen nun noch kurz betrachten, was bisher von der feineren Struktur der undulierenden Membranen bekannt war. Maupas (1883, p. 626) fand an den undulierenden Membranen, daß sie im Leben

„apparaissent parfaitement homogènes et continues dans toute leur étendne“, während sie nach dem Abtöten gestreift und zerfasert aussehen. Diese letztere Erscheinung führt er (1883, p. 627) daranf zurück, daß die Membranen aus Cilien „par leur juxtapostion et coalescence“ hervorgegangen seien.

Bütschli (1889, p. 1342) bestätigt das Vorhandensein einer Streifung und Zerfaserung beim getöteten Tiere und bemerkt, daß dieselbe auch im Leben wahrnehmbar sei, was ich ebenfalls häufig konstatieren konnte. Auch die Entstehung der undulierenden Membranen aus Cilien nimmt Bütschli (1889, p. 1344) als wahrscheinlich an, ist jedoch der Ansicht, „daß die Membran nicht durch Concrescenz einer einfachen Cilienreihe entstanden sein könne“, sondern „daß wenigstens gewisse Membranen auf Concrescenz von langgestreckten, membranellen- oder cirrenartigen Gebilden zurückzuführen“ seien. Dies schloß er daraus, daß der optische Querschnitt nicht einer einfachen Cilie entspreche, sondern eher das Aussehen einer langgestreckten Membranelle oder Cirre habe; daran könne man um so mehr denken, als „die linke Membran der Pleuroneminen ihrer Lage nach sehr wahrscheinlich die adorale Zone der Heterotrichen“ ersetze, so daß wir jene direkt aus den Membranellen dieser uns hervorgegangen vorstellen können. Dem möchte ich hinzufügen, daß die nach meiner Anffassung aus zwei undulierenden Membranen bestehende adorale Zone bei Carchesium (cfr. p. 114—116) vielleicht auch auf eine Verschmelzung je einer Membranellenreihe zurückzuführen ist.

Auch Schewiakoff (1889, p. 39) giebt von der undulierenden Membran bei Frontonia an, daß sie wohl „durch Verklebung oder Verschmelzung mehrerer, dicht neben einander stehender Cilienreihen entstanden“ sei, was er auch für die große Membran bei Lembadion (1889, p. 56) annimmt.

Hoyer (1899, p. 104) endlich fand, daß bei Colpidium colpoda St. jede undulierende Membran „aus zwei Reihen von Cilien gebildet“ erscheine, und will auch an ihrer Basis zwei Reihen von Basalkörperchen gesehen haben.

Membranelle.

Die Membranellen gleichen in ihrem Bau in gewisser Hinsicht den undulierenden Membranen, insofern nämlich als sie ebenfalls flächenhaft ausgebildete Wimperapparate vorstellen. Sie sind jedoch bestimmt dadurch charakterisiert, daß sie die adorale Zone der Heterotrichen und Hypotrichen zusammensetzen.

Bezüglich der äußeren Form ist eine große Verschiedenheit wahrznnehmen. Bei Nyctotherus (Fig. 8b, c, Ml) sehen wir rechteckige Membranellen, die an dem freien, an der Bauchkante gelegenen Teile der adoralen Zone etwas höher als breit sind, während in der Schlundröhre dieses Verhältnis gerade umgekehrt ist. Vollständig den Eindruck von undulierenden Membranen erwecken die breiten, rechteckigen Membranellen bei Bursaria (Fig. 9c). In der adoralen Zone von Spirostomum (Fig. 11 b) trafen wir fächerförmige Membranellen, bei denen der freie Rand breiter ist, als die Basis. Bei Stentor (Fig. 10b) treten die Membranellen in Gestalt dreieckiger Plättchen von etwa säbelförmigem Umriß auf. Ähnliche dreieckige Formen sind auch in der adoralen Zone der Hypotrichen weit verbreitet, wobei sie im Umriß oft sehr variieren; so fanden wir z. B. bei Stylonychia histrio O. F. M. (Fig. 12b) haifischzahnförmige Membranellen.

Die Membranellen sind häufig in Furchen dem Körper eingepflanzt, wie aus Querschnitten (Fig. 10c, 12a) leicht ersichtlich ist.

Wie bei den undulierenden Membranen ist auch bei den Membranellen eine feine Streifung und Zerfaserung in einzelne Fibrillen allgemein verbreitet. Diese Erscheinung wurde schon von dem Entdecker der Membranellen Sterki (1878, p. 45) beobachtet und von allen späteren Forschern bestätigt.

An der Basis der Membranellen finden wir stets einen Basalsaum. Interessant ist es nnn, daß dieser sich allgemein als aus zwei Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzt zeigt, wie Querschnitte dnrch denselben (Fig. 8e, 9d, 10c, 12a) ergaben. Dabei läßt sich auch unschwer erkennen, daß jeder der beiden Basalkörperreihen auch eine Reihe von Fibrillen entspricht. Wir dürfen aus diesen Befunden durch Analogie mit den undulierenden Membranen schließen, daß die Membranellen der adoralen Zone stets durch Verklebung zweier Reihen von Cilien entstanden seien. Diese Vermutung sprach schon Schuberg (1886, p. 358) bei Bursaria aus, wo es ihm gelungen war, durch Behandlung mit zehnprozentiger Sodalösnng die Membranellen „stellenweise in zwei Lamellen“ zu spalten. Die gleiche Beobachtung machten dann Bütschli (1889, p. 1335) und Schewiakoff an Stentor coeruleus Ehrbg. Dabei vermutete Bütschli, daß „je zwei der gegenüberstehenden Fibrillen beider Flächen fester mit einander vereinigt“ seien. Diese Annahme scheint mir aber nicht zutreffend, da auf Querschnitten (Fig. 8e, 9d, 10c) und Oberflächenbildern (Fig. 8d, 10a, 11a, 12a) leicht zu sehen ist, daß die beiden Fibrillenreihen viel weiter von

einander entfernt sind, als die einzelnen Fibrillen der gleichen Reihe unter einander. Schuberg (1891, p. 213) bestätigte die „bilamellöse Struktur“ der Membranellen bei Stentor coeruleus Ehrbg. und traf „sie auch bei Climacostomum virens und einigen Hypotrichen“ an. Derselbe Forscher wies auch bei Stentor coeruleus Ehrbg. einen Basalsaum nach, konnte aber trotz eifrigen Bestrebens (1891, p. 215) keine Zusammensetzung aus einzelnen Basalkörperchen beobachten. Das Vorhandensein eines stark lichtbrechenden Basalsaumes bestätigte bei demselben Infusor auch Johnson (1893, p. 490); doch fand er keine Zusammensetzung aus einzelnen Stücken. Dies war ebensowenig Engelmann (1880, p. 506) an dem von ihm erwähnten Basalsaum der Membranellen bei Oxytrichinen und Euplotinen gelungen. Daß aber bei allen diesen Formen der Basalsaum aus einzelnen, je einer Fibrille entsprechenden Basalkörperchen zusammengesetzt wird, habe ich schon hervorgehoben.

Die Membranellen sitzen mit ihrem Basalsaum dem Infusorienkörper meist vermittelst einer ektoplasmatischen Verdickung auf. Dadurch wird diesen stark bewegten Wimperapparaten ein größerer Halt verliehen. Den einfachsten Fall finden wir bei Nyctotherus (Fig. 8, b, c, e; Bw) realisiert. Hier ist längs der ganzen adoralen Zone das homogene Ektoplasma (Ec) einfach stark verdickt und springt gegen das Endoplasma (En) wulstförmig vor, weshalb wir für diese Ektoplasmaverdickung die Bezeichnung „Basalwulst“ gewählt haben. Daß dieser Basalwulst als Befestigungsapparat für die Membranellen der adoralen Zone aufzufassen ist, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Bei anderen Heterotrichen ist dieser Befestigungsapparat nun wesentlich komplizierter gebaut, indem er Verbindungen mit anderen Einrichtungen eingeht.

Bei Bursaria sahen wir (cfr. p. 101—102, Fig. 9, c-d, Bl) unter jeder Membranelle eine homogene Ektoplasmalamelle je in einer Alveolarwandreihe bis an das Endoplasma sich erstrecken. Dieses von mir als Basallamelle bezeichnete Ektoplasmagebilde wurde von Schuberg (1886, p. 359) und Bütschli (1889, p. 1336), wie wir schon oben sahen, fälschlicherweise als eine einfache Verdickung der Alveolarwände selbst angesehen und als Basalsaum bezeichnet, während es in Wirklichkeit unter dem aus Basalkörperchen zusammengesetzten Basalsaume (Bs) liegt. Die Basallamellen setzen sich, wie zuerst Brauer (1886, p. 497) feststellte, als „Querstreifen“ (Qs) gegen den linken Peristomrand fort, um sich dort nach Schuberg's (1886, p. 360) Angabe mit dem von ihm entdeckten

„Peristombande“ zu vereinigen. „Dieses Peristomband nun ist ein bandförmiges Gebilde, das, am Peristomwinkel seine größte Breite erreichend, nach vorn sich beiderseits zuspitzend um den Peristomausschnitt herumzieht.“ Mit dem linken Aste dieses gabelförmigen Peristombandes verschmelzen die sämtlichen Querstreifen des Peristoms. Welche funktionelle Bedeutung haben wir nun dieser komplizierten, aus Basallamellen, Querstreifen und Peristomband bestehenden Einrichtung beizulegen? Brauer (1886, p. 498), der von dem Vorhandensein des Peristombandes noch nichts wußte und nur die Basallamellen und Querstreifen des Peristomes kannte, „möchte in ihnen Muskelfasern sehen.“ Zu dieser Ansicht kam er einerseits durch die Thatsache, daß die Peristomstreifen durch Zerquetschen der Bursaria sich vollständig isolieren lassen, sowie durch ihre „Übereinstimmung im Bau, Aussehen und der Anordnung mit den Muskelelementen andererseits, welche wir bei Stentoren, Spirostomeen und den Vorticellinen kennen.“ Brauer (1886, p. 510) giebt zwar zu, „daß keine Kontraktion an ihnen gesehen ist,“ glaubt aber, sie dennoch für Muskelelemente halten zu müssen, „da wir bis jetzt keine andere Deutung für derartige Fasern wissen.“ Schuberg (1886, p. 337) wendet sich mit Recht gegen diese Auffassung der Basallamellen und Querstreifen, spricht sich aber über ihre Funktion selbst nicht aus. Sein „Peristomband“, dem noch ein ähnliches Gebilde am oberen Rande der Peristomhöhle als „Querband“ entspricht, stellt er (1886, p. 363) sich als „eine Art elastischer oder kontraktiler Stütze des Peristomrandes“ vor, durch welche möglicherweise „die Bewegung der Peristomplatte vermittelt werden“ könnte. Nach der Annahme Bütschli's (1889, p. 1306), die im wesentlichen später auch Schuberg (1891, p. 216) teilte, ist „im Peristomband vor allem ein kontraktiles Organ zu suchen, welches den gesamten Peristomeingang sphincterartig zu verengern und zu verschließen vermag.“ Ich kann mich aber Bütschli's Auffassung von der funktionellen Bedeutung des Peristombandes bei Bursaria nicht anschließen; denn es scheinen mir verschiedene Thatsachen gegen die Bezeichnung des Peristombandes als eines kontraktilen Organes zu sprechen. Was zunächst den feineren Bau des Peristombandes betrifft, so zeigen Quer- und Längsschnitte durch dasselbe ein durchaus homogenes Aussehen; nur ab und zu liegen in der homogenen Masse kleinere Vakuolen zerstreut, wie auch Schuberg (1886, p. 351) zutreffend schilderte. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und Bordeaux-Rot nimmt es einen schwach bräunlichen Ton an. Dabei werden, ähnlich wie ich es am Basalwulst von Nyctotherus (cfr. p. 100)

beschrieb, an der Peripherie des Peristombandes einzelne feine Fäserchen schwarz gefärbt. Bezüglich der Färbnng gleicht das Peristomband in seiner Hauptmasse, gegen welche die schwarzen Fäserchen fast verschwinden, vollständig den Querstreifen nnd Basallamellen, sowie überhaupt allem homogenen Ektoplasma (z. B. Nyctotherus, Fig. 8a—b). Im Gegensatz hierzu färben sich aber alle spezifisch kontraktilen Organe mit der erwähnten Färbmethode intensiv schwarz. Ich erinnere hier an die Myoneme von Prorodon (Fig. 2c, Mr), Stentor (Fig. 10a—b), Spirostomnm (Fig. 11a—b), Carchesium (Fig. 13a—b, M) und besonders auch an den Stielmuskel (Fig. 13a, Ms) des letztgenannten Infusors. Dies scheint mir mit Bestimmtheit darauf hinzuweisen, daß wir im Peristomband nicht ein „Muskelelement“ erblicken dürfen. Auch Bütschli's Ansicht, daß die Kontraktilität des Peristombandes vielleicht in den an seiner Peripherie vorhandenen Fäserchen liege, scheint mir sehr zweifelhaft. Diese Fäserchen entsprechen den oberflächlichen Fasern am Basalwulst von Nyctotherus, wo sie doch wohl kaum eine Kontraktion des Basalwulstes bewirken können. Anch ist von keinem Beobachter bei der so häufig und eingehend nntersuchten Bursaria jemals eine Kontraktion des Peristombandes gesehen worden, die doch bei der angenommenen Funktion nnd bei der Größe des in Rede stehenden Gebildes verhältnismässig leicht festgestellt werden müßte. Außerdem sehe ich die physiologische Notwendigkeit, in dem Peristomband ein Kontraktionselement erblicken zu müssen, nicht ein. Es steht allerdings fest, daß die sogenannte Peristomplatte, d. h. der frei über die Ventralfläche der Peristomeinsenkung hervorragende rechte Peristomrand, bewegt wird. Man kann sich aber meiner Meinung nach diese Bewegung auch erklären, ohne dem Peristombande Kontraktilität zuzuschreiben. Wir haben bei den Infusorien ja zahlreiche Beispiele, wo vorragende Körperpartien auch ohne Mitwirkung spezifischer Kontraktionselemente sehr beweglich sind. Hierher gehören die schnabel- oder rüsselartigen Fortsätze vieler Holotrichen, z. B. Trachelius, Loxodes, Chilodon, wo auch die ab geflachten Seitenpartien des Körpers sehr beweglich sind, wie wir das in noch höherem Grade bei Loxophyllum kennen. Ich habe die genannten Infusorien alle lebend und auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten untersucht und ebensowenig, als alle früheren Untersucher, etwas von Myonemen beobachten können; hier scheint also die Beweglichkeit nicht auf spezifische Kontraktionsgebilde zurückgeführt werden zu können. Mit den besprochenen beweglichen Körperfortsätzen möchte ich nun auch die sehr abgeflachte Peristomplatte bei

Bursaria vergleichen. Dafür spricht auch die Art der Bewegung, die in den erwähnten Fällen, wie auch bei der Peristomplatte, eine langsame, gewissermaßen pendelnde ist, die sich in einem gleichmäßigen Hinundher-, resp. Aufundabschwingen äußert. Bei Tieren mit ausgebildeten Kontraktionselementen (Myonemen) erfolgt sie dagegen bekanntlich immer so, daß sich der betreffende Teil bei der Kontraktion plötzlich ruckweise zusammenzieht, um bei der Erschlaffung wieder zur Ausgangsstellung ganz allmählich zurückzukehren. Die angeführten Punkte sprechen wohl überzeugend dafür, daß wir das Peristomband nicht als kontraktiles Element auffassen dürfen. Ich glaube vielmehr, daß wir, wie schon von Schuberg (1886, p. 363) angedeutet wurde, in dem Peristomband eine elastische Stütze des Peristomrandes erblicken müssen. Der Vorteil, den eine solche Einrichtung gewährt, ist leicht einzusehen, wenn man sich vor Augen führt, daß ein solch dünnes, flächenhaft ausgedehntes Gebilde, wie es vor allem die Peristomplatte ist, nicht wohl ohne eine besondere Stütze straff gehalten werden könnte. Nehmen wir nun diese Auffassung der Funktion des Peristombandes als zutreffend an, so wird uns die Verbindung der Basallamellen durch die Querstreifen mit dem Peristombande leicht verständlich. Durch die Verbindung der Basallamellen, die wir als Stütze der Membranellen auffassen müssen, vermittelst der Querstreifen mit dem ebenfalls als Stützelement dienenden Peristomband wird die Befestigung der Membranellen natürlich eine bedeutend stärkere. Die Entstehung einer so komplizierten Befestigungseinrichtung ist vielleicht so vor sich gegangen, daß das Peristomband unabhängig von der adoralen Zone zur Stütze des Peristomrandes gebildet worden war und erst sekundär durch die Querstreifen mit den unter den Membranellen zu deren Stütze ausgebildeten Basallamellen in Verbindung getreten ist, um dadurch der adoralen Zone einen größeren Halt am Körper zu verleiben.

Nun haben wir die Beziehung der Membranellen zum Plasmaleib bei Stentor und Spirostomum zu betrachten. Da bei beiden Gattungen im wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse vorliegen, so will ich im folgenden nur die Einrichtungen bei Stentor beschreiben. Wie Schuberg (1891, p. 209) und später Johnson (1893, p. 490) bei Stentor coeruleus Ehrbg. und ich (cfr. p. 107—108) bei Stentor niger Ehrbg. geschildert haben, senkt sich unter jedem Basalsaum (Fig. 10b, Bs) einer Membranelle (Ml) ein dreieckiges Plättchen (Bl) in das Endoplasma. Dieses von Schuberg als „Basallamelle“ bezeichnete Plättchen hat den Basalsaum zur Basis und

läuft an seiner im Endoplasma liegenden Spitze in ein feines Fädchen, das sog. „Endfädchen“ (Ef) aus. Alle Endfädchen der adoralen Zone vereinigen sich mit einer unter dieser in ihrem ganzen Verlaufe hinziehenden „Basalfibrille“ (Bf). Während sich die Basallamellen mit Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot nur schwach bräunlich färben, nehmen die Endfädchen und die Basalfibrille eine tiefschwarze Färbung an. Welche Funktion hat nun die aus den Basallamellen, den Endfädchen und der Basalfibrille bestehende Einrichtung unter der adoralen Zone? Brauer (1886, p. 502—503), der als erster die Basalfibrille und ihre Verbindung mit dem Basalsaum beschrieb, bezeichnete sowohl die Basalsäume, als auch die von ihm in Mehrzahl (3—6) geschilderten Basalfibrillen als „Peristommuskeln“ deren Kontraktion „wir die Einziehung des Peristoms zuzuschreiben haben“. Beweisend war dabei für ihn die Übereinstimmung im optischen Verhalten mit den Körpermyonemen.

Mit Recht weist Schuberg (1891, p. 208) darauf hin, daß man bei den Basalsäumen an Muskelfibrillen nicht denken dürfe, und bezeichnet dieselben (1891, p. 218) „als besonders feste Teile der Pellicula“, an denen „die Membranellen eine wirkliche Stütze finden“. Ebenso spricht er sich „gegen eine Deutung der Basallamellen und der Spiralfibrille als kontraktiler Elemente“ aus. Auch glaubt er, daß die letzteren nicht unmittelbar zur Befestigung dienen könnten, da ihm nicht ersichtlich sei, wie eine solche Befestigung in dem weichen Endoplasma möglich wäre; denn (1891, p. 217) „eine Befestigung kann nur an etwas Festem stattfinden.“ Schuberg (1891, p. 220) ist eher geneigt, „die basalen Apparate der Membranellen als nervös aufzufassen, weil der Isochronismus[1]) der letzteren derartige Einrichtungen vorauszusetzen scheint“, bemerkt aber ausdrücklich, daß ihm „hierzu die nötigen Beweise mangeln“. Dieser Auffassung der Basalfibrille als eines nervösen Organelles schließt sich auch Johnson (1893, p. 491) vollständig an, indem nach seiner Meinung die Basalfibrille „is admirably adapted to coordinate the action of the membranellae“.

Was nun meine Ansicht von der Funktion des basalen Apparates der Membranellen von Stentor betrifft, so bin ich zu folgendem Resultat gekommen. Ich halte mit Schuberg (1891, p. 208) den aus Basalkörperchen zusammengesetzten Basalsaum, worauf ich in

[1]) Soll wohl „Metachronismus“ heißen, da das Schlagen der Membranellen der adoralen Zone bekanntlich kein isochrones, d. h. gleichzeitiges ist, sondern vielmehr ein „metachrones“, d. h. auf einander folgendes, indem jede Membranelle gegen die benachbarte eine kleine Differenz in der Schwingungsphase aufweist.

dem Abschnitte über die Basalkörperchenfrage näher eingehen werde, für einen Befestigungsapparat der Membranelle. Dieselbe Bedeutung möchte ich aber auch der Basallamelle beilegen. Dafür spricht nämlich ihr vollständig homogener Bau und ihre bräunliche Färbung mit Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot. In diesen beiden Punkten ist sie mit dem homogenen Ektoplasma, sowie mit dem Basalwulst von Nyctotherus und der Basallamelle nebst Querstreifen nnd Peristomband von Bnrsaria zu vergleichen. Wenn Schuberg (1891, p. 217) diese Auffassung von der Hand weist, weil nach ihm „eine Befestignng nur an etwas Festem stattfinden" könne, so halte ich diesen Einwand doch nicht für stichhaltig. Ich sehe nicht ein, warum eine Befestigung nicht auch an, resp. in einer weichen Substanz stattfinden kann. Der Basalsaum bei Stentor ist durch die ins Endoplasma hineinragende Basallamelle gewiß viel mehr gegen Zerrungen oder Biegungen gesichert. Dies zeigt auch eine einfache Überlegnng. Denken wir uus ein kleines Segelboot, dessen Kiel in eine dreieckige mit der Spitze nach nnten gerichtete Platte ansgezogen ist. Es entspricht dann das Segel der freien Membranelle, das Boot selbst dem Basalsaum und der ausgezogene Kiel der Basallamelle. Nun ist doch leicht einzusehen, daß ein so ansgestattetes Segelboot weit schwieriger durch seitlichen Druck verschoben oder ins Schwanken gebracht werden kann, als eines ohne den ausgezogenen Kiel; dabei muß natürlich die Wirknng der Schwerkraft ganz unberücksichtigt bleiben, da diese beim Infusorienkörper nicht vorhanden ist. Dieser, wenn auch grobe Vergleich zeigt doch klar, wie wir uns die Bedeutung der Basallamelle vorstellen können und daß auch eine Befestigung in etwas Weichem möglich ist.

Die Endfädchen und vor allem die Basalfibrille möchte ich nun in Übereinstimmnng mit Brauer (1886, p. 502) für kontraktile Elemente ansprechen. Sie stimmen nämlich mit den Myonemen nicht nur dnrch ihre tiefschwarze Färbung vollständig überein, sondern man kann an ihnen, besonders schön an der Basalfibrille (Fig. 10c, Bf) beim kontrahierten Tiere stets eine Schlängelung beobachten. Nach Schuberg (1891, p. 218) entsteht diese Schlängelung der Basalfibrille dadnrch, daß die letztere bei der Kontraktion des Stirnfeldes durch den Druck des Endoplasmas passiv zwischen je zwei Ansatzpunkten der Endfädchen bogenförmig nach anßen gedrückt wird, so „daß sie nnr nach der Oberfläche des Körpers zu runde Biegungen besitzt, nach innen zu aber in spitzwinkeligen Ecken geknickt erscheint". Im Gegensatz zu dieser Angabe Schuberg's fand ich (Fig. 10c, Bf) die Basalfibrille bei dem kontrahierten Tiere nicht

so regelmäßig nur nach außen konvex gebogen, sondern die Schlängelung war ganz ebenso unregelmäßig, wie die der Körpermyoneme. Ich glaube daher, die Basalfibrille für ein kontraktiles Gebilde halten zu müssen, welches die Anfgabe hat, bei der Kontraktion des Körpers die intracellulären Fortsätze der Membranellen, d. h. die Basallamellen, einander zu nähern. In Ermangelung einer solchen Kontraktionsvorrichtung würden nämlich die Basallamellen der Kontraktion des Stirnfeldes wohl einen erheblichen Widerstand entgegenhalten, denn diese wird bekanntlich nur durch die ganz oberflächlich im Ektoplasma liegenden Myoneme des Stirnfeldes bewirkt. Es werden dadurch die im Ektoplasma liegenden Teile des basalen Apparates, d. h. die Basalsänme mit der Basis der Basallamellen einander näher gebracht; dabei würden wohl die im Endoplasma liegenden freien Enden der Basallamellen aus einander gespreizt, wenn sie nicht mit einander verbunden wären. Dank ihrer Befestigung mittels der Endfädchen an der Basalfibrille werden diese unteren Spitzen der Basallamellen durch die Kontraktion der Basalfibrillen einander ebenfalls genähert. Die Endfädchen haben dann vielleicht die Anfgabe, durch ihre Verkürzung bei der Kontraktion die Basallamellen und dadurch auch die Membranellen nach unten zu ziehen; es wäre jedoch möglich, daß sie nur den Zweck haben, die Basallamellen an der Basalfibrille zu befestigen. Jedenfalls scheint mir die eben gegebene Deutung weit plausibler als die Ansicht Schuberg's (1891, p. 220), daß wir „die basalen Apparate der Membranellen als nervös aufzufassen“ haben. Denn so gern ich einerseits zugebe, daß das Aussehen der Basalfibrille und der Endfädchen dem nervöser Fibrillen nicht unähnlich ist, so kann ich mir auf der anderen Seite nicht vorstellen, wie man die homogene plättchenförmige Basallamelle als nervösen Apparat auffassen könnte. Außerdem ist nicht einzusehen, warum zur Erklärung des Metachronismus der Membranellen das Vorhandensein eines nervösen Apparates nötig sein soll, wie Schuberg (1891, p. 220) und Johnson (1893, p. 491) behaupten. Daß eine solche Einrichtung kein physiologisches Postulat für den Metachronismus bildet, beweist schon die Thatsache, daß bei anderen Heterotrichen (Nyctotherus, Bursaria) und Hypotrichen (Stylonychia) ein metachrones Schlagen der Membranellen auch ohne einen solchen nervösen Apparat stattfindet, wie meine Untersuchungen zeigen. Ein ähnlicher Metachronismus findet sich ja nach den Angaben Verworn's (1891, p. 175) auch bei den Schwimmplättchen der Ctenophoren ohne irgendwelche nervöse Verbindung der einzelnen Plättchen unter einander an ihrer Basis. Die

Thatsache, daß sich die Basalfibrille, so weit meine Untersuchungen reichen, nur bei den sehr kontraktilen Heterotrichengattungen (Stentor und Spirostomum) vorfindet, scheint auch darauf hinzuweisen, daß die Basalfibrille mit der Kontraktilität dieser Tiere in Zusammenhang steht.

Schließlich haben wir noch der intracellulären Fortsetzungen der Membranellen bei den Hypotrichen zu gedenken.

Wie ich bei Stylonychia histrio O. F. M. (cfr. p. 111; Fig. 12a, Bf) erwähnte, erstreckt sich von dem in eine homogene Basallamelle (Bl) eingebetteten Basalsaum (Bs) einer jeden Membranelle (Ml) aus ein haarförmiger Fortsatz, die „Basalfaser“, in das Endoplasma hinein. Alle Basalfasern scheinen gegen einen Punkt auf der linken Seite des Peristoms in der Nähe des Anfangs der adoralen Zone gerichtet, endigen aber nach kurzem Verlaufe im Endoplasma frei. Sie scheinen die Funktion von Stützgebilden zu haben.

Die bisher als Membranellen bezeichneten Wimperapparate der Peritrichen habe ich hier nicht zu besprechen, da ich diejenigen des hinteren Wimperkranzes als besondere Gebilde unter der Bezeichnung „Membranulae“ im folgenden Abschnitt behandeln will und bei der adoralen Zone nachgewiesen zu haben glaube, daß sie nicht aus zwei Reihen von Membranellen, sondern vielmehr aus zwei undulierenden Membranen gebildet werden.

Wenn wir nun am Schlusse diejenigen Merkmale, welche allen Membranellen in gleicher Weise zukommen, zusammenfassen, so können wir dieselben folgendermaßen charakterisieren: Die Membranellen sind Wimperapparate, die sich ausschließlich in der adoralen Zone vorfinden. Sie bestehen aus zwei Reihen von Fibrillen und besitzen einen aus zwei Reihen von Basalkörperchen zusammengesetzten Basalsaum, was auf eine Entstehung aus zwei Cilienreihen hinweist. Dazu kommt noch ein aus homogenem, verdicktem Ektoplasma gebildeter Stützapparat unter dem Basalsaum. Derselbe ist bei den einzelnen Gattungen verschieden gebaut und tritt manchmal mit anderen Einrichtungen in Verbindung, wodurch ein komplizierterer Apparat entsteht.

Membranula.

Die Bezeichnung „Membranulae“ habe ich für die membranellenartigen Wimpergebilde des hinteren Wimperkranzes bei Carchesium gewählt, welche bisher als Membranellen bezeichnet wurden. Ich halte es für zweckmäßig, diese Gebilde von den eigentlichen Mem-

branellen zu trennen, da sie in einigen wesentlichen Merkmalen von der am Schlusse des vorhergehenden Abschnittes gegebenen Charakterisierung der Membranellen abweichen. Sie haben keine Beziehung zu der adoralen Zone und sind auch bezüglich ihrer feineren Struktur von den zonalen Membranellen verschieden.

Als charakteristische Membranulae habe ich (cfr. p. 116—117; Fig. 13b, d, e; Mla, Bs") diejenigen des hinteren Wimperkranzes von Carchesium und Vorticella beschrieben. Dort sind sie in einem einfachen Kranze parallel zu einander angeordnet, wobei ihre Basalsäume (Fig. 13d, Bs") schief zur Längsachse des Tieres gerichtet sind. Sie bestehen nur aus einer einzigen Reihe von Fibrillen, wie auch ihr nur aus einer Reihe Basalkörperchen zusammengesetzter Basalsaum zeigt. Hieraus dürfen wir schließen, daß sie je durch Verklebung einer einzigen Cilienreihe entstanden sind.

Zu den Membranulae gehörend oder wenigstens sehr nahe verwandt mit ihnen sind die sog. Wimperkränze mehrerer Holotrichen. So finden sich z. B. nach den Untersuchungen Schewiakoff's (1889. p. 15 und 17) bei Dinophrya und Didinium ein, resp. zwei Kränze schiefgestellter Cilienreihen, die den Körper gürtelförmig umziehen. Ähnliche Verhältnisse liegen nach Bütschli (1889. p. 1339) auch bei Lacrymaria vor. Die Cilienreihen dieser Wimperkränze stimmen mit den Membranulae am hinteren Wimperkranze von Carchesium in ihrem Bau fast vollständig überein. Nur sollen nach Angabe der genannten Forscher die einzelnen Cilien in diesen Cilienreihen zwar sehr dicht bei einander stehen, aber nicht mit einander verschmolzen sein. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß wir hier richtige Membranulae vor uns haben; mir schienen wenigstens bei einer gelegentlichen Untersuchung einer lebenden Dinophrya die Cilienreihen je zu einer Membranula verklebt zu sein. Sollten die Cilien aber bei den erwähnten Infusorien nicht mit einander verschmolzen sein, so dürfen wir doch mit Bütschli (1889, p. 1338) sie wohl „ohne Zweifel als eine Vorstufe echter“ Membranulae betrachten.

Cirre.

In ihrem Aussehen gleichen die Cirren in gewisser Hinsicht den Cilien. Sie stellen ebenfalls lange, nach allen Seiten bewegliche Wimpergebilde vor, unterscheiden sich aber von den gewöhnlichen Wimpern dadurch, daß sie an der Basis sehr dick sind und gegen das freie Ende allmählich in eine feine Spitze auslaufen. Ihr Querschnitt ist verschieden gestaltet, kreisrund, polygonal, elliptisch oder

sehr schmal. Charakteristisch für alle Cirren ist die schon lange bekannte Erscheinung, daß sie durch Einwirkung verschiedener Reagentien in einzelne Fibrillen zerfasert werden können. Dies läßt vermuten, daß die Cirre durch Concrescenz aus einem Cilienbüschel entstanden sei. Der Nachweis eines Basalsaumes an der Wurzel der Cirren (Fig. 12c, Bs), welcher aus einer großen Zahl von Basalkörperchen besteht, die in einer Platte angeordnet sind und von denen jedes an der Basis einer Fibrille liegt, macht diese Vermutung sehr wahrscheinlich.

Wie ich schon bei der Beschreibung der Wimperapparate von Stylonychia histrio O. F. M. (cfr. p. 113) erwähnte, hat Engelmann (1880, p. 522) als erster intracelluläre Fasern beschrieben, diebei den Randcirren vom Basalsaum „nach der Mittellinie des Leibes“ zustreben. Diese Tatsache, die von Maupas (1883. p. 622), Bütschli (1889. p. 1332) und Schuberg (1891, p. 224) bestätigt und erweitert wurde, konnte ich an den Randcirren von Stylonychia histrio O. F. M. ebenfalls beobachten. Die schon beim lebenden Tiere sichtbaren intracellulären Fasern, die wir „Basalfasern“ (Fig. 12d—e, Bf) nannten, färben sich mit Eisenhämatoxylin dunkel. Was ihre physiologische Bedeutung betrifft, so schien es Engelmann (1880, p. 530) „kaum möglich, an andere als nervöse Funktionen zu denken“. Als Stütze für seine Ansicht führt er die scheinbar willkürliche Bewegung der Cirren und die optische Übereinstimmung der Basalfasern mit den Nervenfibrillen höherer Tiere an. Vor allem aber sprechen nach seiner Meinung „manche anatomische und physiologische Thatsachen dafür, daß die Körperregion, von welcher die willkürliche Bewegung ausgeht, in der mittleren Gegend der Bauchseite nahe der Oberfläche zu suchen sei,“ woher auch „die zu den Randwimpern tretenden Fäserchen“ kommen. Was für anatomische und physiologische Thatsachen das aber sind, aus denen zu schließen ist, daß an jener Stelle das nervöse Centrum für die Cirrenbewegung liegt, teilt uns Engelmann nicht mit.

Bütschli (1889, p. 1332) und Schuberg (1891, p. 219) halten die Engelmann'sche Beweisführung für nicht ausreichend. und letzterer erklärt, daß ihm von den von Engelmann angeführten „anatomischen und physiologischen Thatsachen“ nichts bekannt sei. Ich kann ebensowenig wie Schuberg mir denken, was für Thatsachen dies sein sollten. Das Endoplasma zeigt nämlich an der Stelle, wo die Basalfasern frei endigen, durchaus keine Verschiedenheit gegen das übrige Endoplasma; von einem besonders differenzierten, nervösen Centrum an dieser Stelle kann also nicht gut die Rede sein.

Ferner ist die Übereinstimmung der Basalfasern mit den Nervenfibrillen höherer Tiere, die ENGELMANN (1880, p. 530) als Beweis für die nervöse Funktion derselben anführt, keine vollständige. Sie äußert sich eigentlich nur in der starken Lichtbrechung beider Gebilde. Dagegen scheint die Thatsache, daß die Basalfasern am Basalsaum am dicksten sind und gegen ihre freie Endigung im Endoplasma fein auslaufen, entschieden gegen eine Deutung als nervöser Fibrillen zu sprechen, da das Dickenverhältnis sonst umgekehrt sein müßte. Was ist nun aber die Funktion der Basalfasern? Meine Ansicht geht dahin, daß wir in ihnen eine ähnliche Einrichtung, wie die der Basalfasern der Membranellen (cfr. p. 137), d. h. ein Stützgebilde zu erblicken haben, das zur besseren Befestigung der Cirren am Tierkörper dient.

Wenn ich oben sagte, daß die Ansicht von der Entstehung der Cirren aus einem Bündel verklebter Cilien wohlbegründet sei, so darf ich nicht unerwähnt lassen, daß manche Forscher, vor allem BÜTSCHLI (1889, p. 1330—32) dieser Auffassung einige Zweifel entgegenbrachten. Es könnte nämlich ja auch „die fibrilläre Beschaffenheit der Cirren eine plasmatische Differenzierung sein", da ja „wie ENGELMANN hervorhob, fibrilläre Differenzierungen und daher auch die Fähigkeit zur Zerfaserung in die konstituierenden Fibrillen kontraktilen Plasmagebilden ganz gewöhnlich zukommt". Außerdem spricht die Thatsache (1889, p. 1332), „daß jede Cirre nur eine Basalfaser besitzt, vielleicht ebenfalls gegen eine Concrescenz aus einem Cilienbündel. Ich glaube jedoch, daß der Nachweis eines Basalkörperchens unter jeder Fibrille der Cirre genügend beweist, daß wir die einzelnen Fibrillen mit Cilien homologisieren dürfen. Auch kann das Vorhandensein von nur einer einzigen Basalfaser unter jeder Cirre nicht gegen diese Auffassung angeführt werden, da die Basalfaser mit den einzelnen Fibrillen nichts zu thun hat, sondern wohl erst sekundär zu der Cirre hinzugekommen ist, um dem Ganzen eine bessere Befestigung im Endoplasma zu verleihen.

B. Wimperapparate anderer cilientragender Zellen.

Metazoenflimmerzellen.[1])

FRIEDREICH (1858, p. 536) hatte zuerst an Flimmerzellen aus dem Ventrikel kranker Kindergehirne gefunden, daß sich der Cilienbesatz

[1]) Wie ich schon (cfr. p. 99, Anm.) erwähnte, erhielt ich nach Abschluß meiner Arbeit die ausführliche Abhandlung von VIGNON, P.: Recherches de cytologie

über einem gestrichelten Saum an der Oberfläche der Zelle erhebe. „Jedem einzelnen Flimmerhaar schien in solchen Fällen eine Strichelung des Saumes zu entsprechen“, die sich nach innen wiederum in eine „durch die Zelle herabtretende Linie“ fortsetzte. Ähnlich stellte auch EIMER (1877, p. 115) an dem Wimperepithel der Axolotlkiemen fest, daß jedes Wimperhaar an seiner Basis auf einem „Stäbchen“ sitze und daß durch die Aneinanderlagerung dieser Stäbchen der sog. „Deckel oder Basalsaum“ der Wimperzellen gebildet werde. Dabei ging jedes Stäbchen (1877, p. 165) „nach innen plötzlich in einen Faden über, der, noch viel feiner als ein Wimperhaar, in der Zelle nach abwärts stieg.“

ENGELMANN (1880) stellte für diese Stäbchen oder „Fußstücke“, wie er sie nannte, sowie für die intracellulären Fädchen oder „Wimperwurzeln“ eine weite Verbreitung bei den Flimmerzellen der Metazoen fest. Als Untersuchungsobjekt diente ENGELMANN (1880, p. 518ff.) in erster Linie das Wimperepithel des Darmes von Anodonta, wo er besonders eingehend die Wimperwurzeln studierte. Er fand, daß diese dort gegen das untere Ende der Zelle konvergieren, und so einen „Fibrillenkonus“ bilden, der in eine „Stammfaser“ ausläuft. Bezüglich ihrer Funktion glaubt er annehmen zu dürfen, „daß die Wimperwurzeln für die Ernährung der Cilien und speziell vielleicht für ihr Wachstum, ihre Neubildung, von spezifischer Bedeutung sind.“ Im Gegensatz dazu hatte EIMER (1877, p. 116) bei den Flimmerzellen der Axolotlkiemen eher „eine Verbindung mit Nerven“ vermutet. Diese Ansicht wurde in neuerer Zeit von APÁTHY (1897, p. 707) für den Fibrillenkonus der Anodonta-Darmzellen weiter ausgeführt, wobei

générale sur les épithéliums. (Arch. de Zool. exp. u. gén., 3. sér. T. IX, 1901, No. 3—4, p. 371—715, Pl. XV—XXV.) In dieser Abhandlung sind die von mir in den folgenden Abschnitten besprochenen Wimpereinrichtungen der Metazoen-Flimmerzellen, sowie auch das Vorkommen und die Funktion der Wimperwurzeln und Basalkörperchen sowohl an der Hand eigener Untersuchungen, als auch durch Heranziehung der gesamten über diese Frage bis jetzt erschienenen Litteratur zum Teil noch ausführlicher behandelt, als das in meiner Arbeit der Fall ist. Es freut mich, konstatieren zu können, daß VIGNON, obgleich von einer ganz anderen Seite ausgehend, nämlich von einer Untersuchung über die Beziehungen der verschiedenen Epithelien zu einander, dennoch bezüglich der Entstehung und Bedeutung der Wimpereinrichtungen mit wenigen Ausnahmen zu ähnlichen Resultaten kommt, wie ich auf Grund meiner Befunde an den Wimperapparaten der Infusorien. Auf eine ausführliche Besprechung der VIGNON'schen Abhandlung kann ich hier nicht eingehen; die sich auf unsere Frage beziehenden Ansichten VIGNON's kommen größtenteils auch schon in seinen früheren Arbeiten zum Ausdruck und sind von mir in meiner Arbeit an verschiedenen Stellen berücksichtigt worden.

er annahm, „daß wir es im Fibrillenkonus mit dem Innervierungsmodus der Flimmerzellen zu thun“ haben. Der einwandsfreie Beweis für die Richtigkeit seiner Auffassung ist ihm aber nicht gelungen, wie er selbst bemerkt.

Wiederum in anderer Weise erklärte Nussbaum (1877, p. 392) die Funktion der Wimperwurzeln, indem er „durch Beobachtungen am Nierenepithel der Plagiostomen“ nachgewiesen zu haben glaubt. daß durch die Kontraktion der Wimperwurzeln die Bewegung der Cilien erfolge. „Für die motorische Funktion der Wimperwurzeln“ tritt auch Benda (1901, p. 156) ein. Beweisend ist für ihn die Thatsache, daß sich die Wimperwurzeln, wie Benda (1899, p. 380) schon früher fand, „scharf in der Farbe des Chondriomitoms“ färben, welches „auch anderwärts mit der Bildung motorischer Organe in Beziehung“ steht.

Alle diese Ansichten, welche den Wimperwurzeln eine so wichtige Funktion „für den Mechanismus der Flimmerbewegung“ beilegen, scheitern aber, worauf v. Lenhossék (1898a, p. 127) mit Recht hinweist, an der Thatsache, daß derartige Einrichtungen sich „doch nur bei so wenig Flimmerzellen finden“, was bei einer so großen Bedeutung für das Wimperspiel nicht möglich wäre. Wir müssen uns daher nach einer anderen Auffassung der Natur der Wimperwurzeln umsehen, welche uns auch für das gelegentliche Fehlen dieser Gebilde eine befriedigende Erklärung zu geben vermag.

Dieser Anforderung entspricht die Annahme Eismond's (1900. p. 139), daß wir in den Wimperwurzeln Einrichtungen zu erblicken haben, welche zur Befestigung der Cilien dienen und „mit der Konstruktion des Stützapparates irgend einer unpaaren Flosse“ zu vergleichen seien. Ein solcher Stützapparat erscheint für die oft sehr heftig bewegten Wimpern sehr zweckmässig, wenn auch nicht physiologisch absolut notwendig; sein Fehlen in gewissen Fällen könnte mit der weniger starken Flimmerung zusammenhängen. Diese Auffassung der Funktion der Wimperwurzeln scheint mir am besten der Wirklichkeit zu entsprechen.

Eine etwas abweichende Erklärung giebt Heidenhain (1899b, p. 211—212), indem er die Wimperwurzeln im Gegensatz zu Myofibrillen und Neurofibrillen als „Tonofibrillen“, d. h. als Widerstandsfasern bezeichnet. Er nimmt an, daß diese Fasern bei Zellen, die stark unter Pressungen und Zerrungen zu leiden haben, einen Widerstand gegen diese Kräfte zu leisten bestimmt seien. Zu dieser Ansicht kam Heidenhain durch das Studium von wimperfreien Zellen, speziell von Darmepithelzellen beim Frosch, wo er eine starke faserige

Differenzierung entdeckte. Ob jedoch diese Faserung cilienfreier Zellen identisch mit der der Wimperwurzeln ist, welche im Vergleich zu den ersteren viel stärker sind, ist noch zweifelhaft. Ähnlich faßt auch Vignon (1900a, p. VIII) die Funktion der Wimperwurzeln auf; sie sollen im Darm von Anodonta die Aufgabe haben, die Wimperzellen gegen den Druck des Darminhalts zu schützen.

Vergleichen wir nun mit dem Bau der Flimmerzellen der Metazoen die Befunde, welche wir an den Wimperapparaten der Infusorien gemacht haben, so finden wir folgendes. Es ließ sich an der Basis aller Cilien sowohl bei Metazoen, als auch bei den Infusorien je ein mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbtes Basalkörperchen nachweisen. Von Einrichtungen, welche den Wimperwurzeln der Metazoen entsprechen, konnte dagegen an den einfachen Cilien der Infusorien nichts wahrgenommen werden. Man könnte daran denken, mit den Wimperwurzeln die bei den Membranellen Randcirren und von Stylonychia histrio O. F. M. (cfr. p. 111—113) beschriebenen Basalfasern zu vergleichen, für die wir (cfr. p. 137, 139—140) ja ebenfalls eine Stützfunktion angenommen haben. Beide Gebilde unterscheiden sich aber wesentlich dadurch von einander, daß die Wimperwurzeln je einer Cilie zukommen, während die Basalfaser der Cirre oder Membranelle je einem ganzen Cilienkomplexe zur Stütze dient.

Bezüglich der kompliziert zusammengesetzten Wimperapparate der Infusorien finden wir bei den Flimmerzellen der Metazoen wenig Entsprechendes. Mit Cirren sind vielleicht die von Studnička (1899, p. 15, Fig. 19) beschriebenen und abgebildeten „Geißelzellen aus dem Gehörorgane von Petromyzon“ zu vergleichen. Wie bei der Cirre „ist auch hier die Geißel ans einzelnen Cilien gebildet, die oben mit einander verklebt sind“ und an ihrer Basis „eine Schicht dicht an einander gedrängter Blepharoplasten“ (Basalkörperchen) erkennen lassen.

Sehr weitgehend ist die Übereinstimmnng zwischen den Membranellen der Infusorien, besonders von Stentor, und den sog. Eckzellen der Kiemen von Anodonta, worauf schon Schuberg (1891, p. 213 ff.) und Bütschli (1889, p. 1335) hinwiesen. Nach Engelmann's (1880, p. 512, Fig. 5—7) Beschreibung entspringen bei diesen Eckzellen „die Cilien oben auf jeder Zelle von zwei den langen Seitenrändern parallelen Leistchen, die nichts anderes sind als die verschmolzenen oder richtiger reihenweise an einander gefügten Fußstücke der elementaren Cilien. Die Wimpern stehen genau über den Leistchen“ nnd „jede Zelle trägt somit nicht ein einziges breites Haar, sondern zwei glatte Cilienbündel oder Membranellen, welche

sich in einiger Höhe über der Zelle unter spitzem Winkel an einander legen und zu einer einzigen Membranelle verschmelzen". Jedes Fußstück setzt sich nach innen in eine Wimperwurzel fort, welche alle nach unten konvergieren und in eine einzige Faser auszulaufen scheinen. Vergleichen wir nun mit diesen Angaben und mit Engelmann's Figuren 7, 5 und 6 die bei Stentor gegebene Beschreibung der Membranellen (cfr. p. 107—108, 133—137) und meine Abbildungen (Fig. 10a, b und c), so sehen wir, daß die Übereinstimmung eine fast vollständige ist. In beiden Fällen besteht die Membranelle aus zwei Reihen von verklebten Cilien, welche je aus einem Basalkörperchen hervorgehen. Diese Basalkörperchen bilden bei den Eckzellen die „Leistchen", bei Stentor den Basalsaum. Daran schließt sich ein Stützapparat, der bei den Eckzellen in Form konvergierender Wimperwurzeln auftritt, welche in einer einzigen Faser zu endigen scheinen; bei Stentor ist er dagegen als homogenes, dreieckiges Plättchen, als Basallamelle, ausgebildet, welche in das Endfädchen ausläuft. Ein Unterschied besteht also darin, daß der basale Stützapparat bei der Eckzelle aus einzelnen Fasern gebildet wird, während er bei Stentor homogen ist. Trotzdem dürfen wir in beiden wohl analoge Einrichtungen erblicken. Diese Thatsache scheint mir ein weiterer Hinweis auf die Richtigkeit der Auffassung der Wimperwurzeln als Stützgebilde zu sein, da die ihnen bei Stentor entsprechende Basallamelle wohl kaum eine andere Funktion (cfr. p. 135) haben kann, als eine stützende. Ein Analogon zu der bei Stentor beschriebenen Basalfibrille (cfr. p. 108, 134—137) fehlt den Eckzellen der Kiemen von Anodonta, was bei der von uns angenommenen kontraktilen Funktion der Basalfibrille leicht verständlich ist, da der Zweck einer Kontraktionsvorrichtung bei den Kiemenepithelzellen nicht einzusehen wäre.

Flagellaten.

Was die Einpflanzung der Wimpern oder Geißeln bei den Flagellaten betrifft, so halte ich mich bei ihrer Beschreibung, vor allem an die eingehenden Untersuchungen von Plenge (1899). Derselbe ging aus von den Geißelschwärmern der Mycetozoënart Didymium farinaceum, wo es ihm (1899, p. 217—236) gelungen war, an der Basis der Geißel nicht nur ein dem Basalkörperchen entsprechendes „Körnchen" nachzuweisen, sondern auch festzustellen, daß von diesem Basalkörperchen aus ein dunklerer Faden ausgeht, der sich bis zum Kerne verfolgen läßt. Der Kern selbst liegt in einem „birnförmigen Bläschen", das mit seiner Spitze an der Geißelbasis inseriert.

Eine ähnliche Verbindung von Geißel und Kern wies nun Plenge (1899, p. 251) auch bei mehreren Flagellaten nach. So fand er an einer aus dem Darm des Salamanders stammenden zweigeißeligen Flagellatenart dieselbe Einrichtung. Ebenso konnte er bei Chloropeltis ovum „einen deutlich gefärbten Strang von der Geißelbasis bis zur Oberfläche des im hinteren Körperende liegenden Kernes verfolgen“. Auch an der Geißel von Trachelomonas-Arten (1899, p. 252) stellte er fest, daß „ein Verbindungsfaden bis zum Kerne oder bis in dessen Nähe“ führe.

Ähnliche Beobachtungen wurden auch vor Plenge schon an verschiedenen Flagellaten gemacht. Kunstler (1882) fand an der Basis der Geißeln mehrerer Flagellaten basalkörperähnliche Verdickungen. Nach Frenzel (1892, p. 52) geht bei Mastigamoeba schulzei und verwandten Formen die Geißel „nicht von der Leibesoberfläche aus, sondern durchbohrt diese vielmehr und sitzt dem bläschenförmigen Kerne auf“. Ähnlich stellte auch Klebs (1893, p. 364) bei verschiedenen Gattungen aus der Familie der Peranemiden fest, „daß die Geißeln mehr oder weniger tief im Plasmakörper inseriert sind“ und speziell bei Dinema erstreckte sich nach seinen Angaben (1893, p. 375) die Geißel „manchmal anscheinend bis in die Nähe des etwa in der Mitte liegenden Kernes“. Die Beobachtungen Blochmann's (1894 b, p. 198—199) an Dimorpha mutans ergaben, daß hier beide Geißeln von einem, wahrscheinlich dem Centralkorn der Heliozoën entsprechenden, kleinen „Körperchen“ entspringen, welches in einer schüsselförmigen Aushöhlung des Kernes liegt; in diesem Körperchen konvergieren auch die Achsenfäden. Marchand (1894, p. 716) sah bei Trichomonas vaginalis, daß sich der Kern bei dieser Form mit einer nach vorn gerichteten halsförmigen Verlängerung „bis unmittelbar an die Insertion der Geißeln erstreckt“. Nach Francé (1894, p. 95) ist bei mehreren Arten der Gattung Polytoma „die Insertionsstelle der Geißeln durch ein kleines, über die Körperfläche hervorragendes Wärzchen besonders gekennzeichnet“, welches wohl als Basalkörperchen angesprochen werden muß. Vor kurzem wurde die Geißelinsertion bei Polytoma uvella Ehrbg. von Dangeard (1901, p. 2–3) eingehender untersucht und gefunden, daß das eben erwähnte Basalkörperchen („blépharoplaste“) durch ein Fädchen („rhizoplaste“) mit dem Kern verbunden sei, wo es mit einem kleinen Knötchen („condyle“) ende. Diese Art der Verbindung der Geißel mit dem Kerne kann ich bei Polytoma uvella Ehrbg. vollkommen bestätigen. Auch ist es mir gelungen, bei verschiedenen Chlamydomonas-Arten eine ganz ähnliche Einrichtung festzustellen. Wie

Figur 14 von Chlamydomonas pulvisculus Ehrbg. zeigt, sieht man auch hier an der Geißelbasis ein mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbtes Körperchen (B), das sich häufig als aus zwei getrennten Körnchen bestehend zu erkennen giebt (Fig. 14, 2 B), so daß einer jeden Geißel auch ein Basalkörperchen entspricht; so fand ich es übrigens auch bei Polytoma uvella Ehrbg., während Dangeard stets nur ein einziges Körperchen gesehen zu haben scheint. Von den beiden Basalkörperchen zieht nun bei Chlamydomonas ein feines, sich ebenfalls schwarz färbendes, dem „rhizoplaste" entsprechendes Fädchen (Rh) bis zur Wand des bläschenförmigen Kernes (K). An seiner Endigung am Kerne findet sich auch bei dem Rhizoplasten von Chlamydomonas eine knötchenartige Verdickung (Kn), die dem „condyle" zu vergleichen ist. Auf den Vergleich, den Dangeard zwischen dem Geißelapparat von Polytoma und den Einrichtungen bei Spermatiden zieht, werde ich unten (cfr. p. 162) zurückkommen.

Wir wollen uns nun die Frage vorlegen, wie wir die bei den Flagellaten vorhandenen Geißelapparate mit den oben beschriebenen Wimpereinrichtungen bei Infusorien und Metazoënflimmerzellen in Beziehung bringen können. Die Verdickungen an der Basis der Geißeln dürfen wir wohl sicher mit den Basalkörperchen vergleichen. Schwieriger ist aber die Frage zu entscheiden, wie die Verbindung der Geißelbasis mit dem Kerne zu erklären ist. Nach der Auffassung Plenge's (1899, p. 236) soll sie dazu dienen, „der Geißel in dem ziemlich flüssigen Protoplasma eine festere Stütze darzubieten". Diese Erklärung halte auch ich für die wahrscheinlichste. Ob dabei die knötchenförmige Verdickung des Rhizoplasten (Rh) am Kerne nur zur besseren Befestigung an diesem bestimmt ist, ist nicht sicher zu entscheiden. Man könnte den Rhizoplasten vielleicht mit einer Wimperwurzel vergleichen, welche durch ihre Verbindung mit dem Kerne für den Geißelapparat eine stärkere Stütze abgiebt, ähnlich wie z. B. die Basallamellen bei Bursaria durch ihre Verbindung mit dem Peristombande vermittelst der Querstreifen den Membranellen eine größere Befestigung verleihen, wie wir oben (cfr. p. 133) ausgeführt haben.

Als Anhang zu der Beschreibung der Geißelapparate der Flagellaten wollen wir hier noch die Geißelinsertion bei den Kragengeißelzellen der Spongien erwähnen, da hier ähnliche Verbindnngen von Geißel und Kern vorliegen. Heider (1886, p. 15) konnte an Oscarella lobularis O. S. zuerst „eine Fortsetzung der Geißel in das Innere der Zellen auf das Deutlichste verfolgen". Ähnlich sah Bidder (1896, p. 17, 20) bei Sycon raphanus, daß „the flagellum can

be traced inside the substance of the cell to the nuclens", wofür er auch einige Abbildungen (1896, p. 14, Fig. c—d) gab. Ebenso stellte Weltner (1896, p. 285) bei Spongilla fest, „daß die Geißel bis an den Kern der Zelle herantritt", während Minchin (1896, p. 45) dieselbe Einrichtung bei Leucosolenia, und v. Lendenfeld (1896, Fig. 115) bei Clavulina und anderen Spongien (1897, p. 78, Fig. 35) beschrieben.

Algenschwärmsporen.

Schließlich haben wir hier noch die Beobachtungen Strasburger's (1900, p. 188 ff.) an den Schwärmsporen einiger Algen zu erwähnen, wo ebenfalls eine Beziehung der Cilien zum Kern festgestellt wurde. Nach seinen Angaben wandern bei der Schwärmerbildung von Vancheria die Zellkerne an die „Oberfläche der Sporenanlage, strecken sich senkrecht zu ihr und setzen mit einem verschmälerten Ende an die Hautschicht an". „Letztere schwillt, dieser Ansatzstelle entsprechend, zn einer schwach konkav-konvexen Linse an. Vom Rande dieser Linse aus, dort, wo sie an die nnverdickte Hautschicht grenzt, entspringen, an zwei einander gegenüberliegenden Stellen, die Cilien. Ihre Ansatzstellen sind als ganz schwache Knötchen kenntlich." Auch bei Oedogoninm legt sich (1900, p. 190) „der Zellkern der Schwärmsporenanlage der Hautschicht an, und diese wird an der entsprechenden Stelle" zu einer bikonvexen, linsenförmigen Scheibe verdickt. „Von dem Rande dieser Scheibe entspringen die Cilien, deren Insertionen sich als schwache Knötchen markieren." In derselben Weise wird bei der Schwärmsporenanlage von Cladophora (1900, p. 192) von dem an die Peripherie gerückten Zellkerne die Hantschicht linsenförmig verdickt und es entspringen ihrem Rande vier Cilien, deren „Insertionen als schwache Knötchen markiert" sind.

Es erhebt sich nun die Frage, wie diese Art der Cilieninsertion bei Algenschwärmsporen mit den Befunden an den übrigen cilientragenden Zellen verglichen werden können. Strasburger (1900, p. 195) bezeichnet die linsenförmigen Verdickungen der Hautschicht als „Blepharoplasten" und identifiziert (1900, p. 210) sie mit den Basalkörperchen der Metazoënflimmerzellen, da „die Anschwellungen an der Basis der einzelnen Cilien zu unbedeutend" seien, „um als Basalkörperchen gelten zu können". Ich möchte aber dennoch die „schwachen Knötchen" an der Cilienbasis für die Analoga der Basalkörperchen ansprechen, da bei allen untersuchten Ciliengebilden, vor allem auch bei den zusammengesetzten Wimperapparaten der Infu-

sorien, nachgewiesen werden konnte, daß jede Cilie ihr eigenes, getrenntes Basalkörperchen besitzt und daß nie eine Verschmelzung der Basalkörperchen zu einem einheitlichen „Blepharoplasten“, sondern nur eine sehr dichte Aneinanderlagerung derselben beobachtet wurde. In den von Strasburger als „Blepharoplasten“ [1]) bezeichneten Hautschichtverdickungen sind vielleicht Einrichtungen zu sehen, welche den bei den Ciliaten von mir beschriebenen ektoplasmatischen Verdickungen, d. h. den Basallamellen u. s. w. entsprechen und wie diese dem Wimperapparat zur Stütze oder besseren Befestigung am Körper dienen sollen. Der Entscheidung dieser Frage wird man vielleicht durch Färbversuche mit Eisenhämatoxylin näher kommen, indem sich dabei die „Knötchen“, wenn sie Basalkörperchen sein sollen, tiefschwarz färben müßten, während die als „Blepharoplasten“ bezeichneten Hautschichtverdickungen vielleicht einen helleren Ton annehmen würden.

Der Vollständigkeit halber ist hier noch zu erwähnen; daß auch bei den geißeltragenden Bakterien gewissermaßen eine Verbindung der Geißeln mit dem Kerne vorhanden ist, wofern man nämlich mit Bütschli (1896) annimmt, daß der „Centralkörper“ der Bakterien als Kern aufzufassen ist. Ob sich bei den Bakterien basalkörperchenartige Gebilde an der Geißelbasis vorfinden, muß noch dahingestellt bleiben.

II. Basalkörperchenfrage.

A. Funktion der Basalkörperchen.

Über die Funktion der von Friedreich (1858) und Eimer (1877) entdeckten und von Engelmann (1880) eingehend beschriebenen Basalkörperchen haben diese Forscher selbst sich nicht ausgesprochen.

Nach der Ansicht Frenzel's (1886, p. 76), der die Basalkörperchen oder „Fußstäbe“ mit dem Härchen- oder Stäbchensaum in Beziehung bringt, ist deren Hauptaufgabe darin zu suchen, daß sie „ein Schutzgebilde für die empfindliche und sonst gänzlich nackte Zelle“ darstellen.

Schuberg (1891, p. 218) hält die Basalsäume an den Membranellen von Stentor coeruleus Ehrbg., die er mit den Basalkörperchen

[1]) Aus diesem Grunde habe ich die von Webber (1897b) stammende Bezeichnung „Blepharoplasten“ nicht für die Basalkörperchen der tierischen Flimmerzellen angewendet, wie das Studnička (1899) vorschlug.

der Flimmerzellen der Metazoën vergleicht, obgleich ihm, wie schon oben (cfr. p. 107) erwähnt, eine Trennung in solche nicht gelungen war, für „besonders feste Teile der Pellicula, wo die Membranellen eine wirkliche Stütze finden“.

Wiedernm in anderer Weise stellt Apáthy (1897, p. 703) die Fnnktion der Basalkörperchen dar. Er hält sie nämlich für Endteile des von ihm als Nervenapparat beschriebenen Fibrillenkonus. Dabei sollen sie nicht an der Basis der Cilien liegen, sondern mit diesen alternieren, eine Ansicht, die seither von mehreren Forschern zur Genüge widerlegt worden ist. Man kann sich ja auch bei Wimperzellen, die einen nur spärlichen Flimmerbesatz tragen, unschwer davon überzeugen, daß die Cilien sich je unmittelbar auf einem Basalkörperchen erheben; noch schöner zeigt sich das bei den regelmäßig angeordneten Cilien der Infusorien (z. B. Paramaecium, Fig. 6a).

Während die genannten Ansichten über die physiologische Bedeutung der Basalkörperchen keinen großen Anklang gefunden haben, so ist dagegen seit wenigen Jahren eine andere Auffassung von ihrer Funktion vielfach erörtert worden.

So viel mir bekannt ist, hat zuerst Verworn (1891, p. 180) die Vermutung ausgesprochen, daß in den Engelmann'schen Fußstücken, mit denen er, wie schon früher (cfr. p. 121) erwähnt, auch die Alveolarschicht der Infusorien verglich, die Ursache für die Flimmerbewegung zu suchen sei. Zu dieser Ansicht gelangte er durch die schon früher auch von anderen Forschern vielfach gemachte Beobachtung, daß völlig isolierte Wimpern nicht mehr fähig sind zu schlagen, während solche, die noch ein kleinstes Stückchen Protoplasma an ihrer Basis tragen, noch längere Zeit ihre Bewegung beibehalten. Er glaubt nun, daß von den in den Protoplasmastückchen enthaltenen Basalkörperchen der Reiz für die Flimmerbewegung ausgehe. An dieser Auffassung hält Verworn (1901, p. 258) auch jetzt noch fest.

In ähnlicher Weise spricht sich auch v. Lenhossék (1898a, p. 119) aus. Er konstatierte nämlich an lebendem, teilweise in Verschleimnng begriffenem Flimmerepithel aus dem Rachen des Frosches, „daß die Flimmerzelle noch funktionieren kann, wenn das Cytoplasma darin ganz oder fast ganz durch Schleim verdrängt ist.“ In derselben Weise hatte auch Frenzel (1886, p. 53) an Wimperzellen aus der Leber von Mollusken ein sehr lebhaftes Flimmerspiel beobachtet, trotzdem dieselben „fast vollständig von einer großen Sekretblase erfüllt wurden, welche im oberen Zellteil nur eine ganz schmale

Zone freiließ". Aus diesen beiden Beobachtungen glaubt nun v. Lenhossék (1898a, p. 120) schließen zu dürfen, daß beim Wimperspiel ein Mitwirken des Cytoplasmas ganz ausgeschlossen sei und daß nur die Basalkörperchen „als die Reizquelle der Flimmerbewegung in Anspruch genommen werden" können.

Der Lösung dieser Frage versuchte in demselben Jahre Peter (1898, p. 281) auf experimentellem Wege näher zu kommen. Er fand, daß kernlose Stücke von Flimmerzellen aus dem Darm von Anodonta oder solche, bei denen der Wimperapparat aus dem Protoplasma vollständig isoliert war, ebenfalls flimmern. Eine starke Verletzung des Fibrillenkonus beeinträchtigte die Cilienbewegung ebensowenig. Daraus folgert er, daß der Kern, das Plasma und der Fibrillenkonus „keinen direkten Einfluß auf diese Bewegung" besitzen können. Da nun andererseits völlig isolierte Cilien keine Bewegung mehr zeigten, so glaubt Peter per exclusionem schließen zu dürfen, „daß man das motorische Centrum nur in den Basalkörperchen suchen" könne. Diese Ansicht von der kinetischen Funktion der Basalkörperchen wird auch noch durch eine interessante Beobachtung Gurwitsch's (1900, p. 52) unterstützt. Er fand, daß bei einigen Flimmerzellen der Wimperbesatz vor den Basalkörperchen entstehe. Nun bemerkte er beim lebenden Rachenepithel der Salamanderlarve, daß die unfertigen Flimmerzellen, die noch keine Basalkörperchen besitzen, auch keine Bewegung zeigen, während dagegen die fertigen mit Basalkörperchen versehenen Zellen lebhaft flimmerten. Dies deutet ebenfalls darauf hin, daß der Anstoß zum Wimperspiel von den Basalkörperchen ausgeht.

So verlockend und wohl begründet nun die Auffassung der Basalkörperchen als kinetischer Centra für die Flimmerbewegung erscheinen mag, so wurden doch mit der Zeit eine ganze Reihe schwer wiegender Einwände gegen ihre Richtigkeit erhoben.

Man wies darauf hin, daß v. Lenhossék's oben erwähnte Beobachtung der Wimperbewegung an verschleimten Flimmerepithelzellen nicht als absolut beweisend für seine Ansicht erachtet werden dürfe, da auch schleimbildende Zellen von einem Protoplasmanetz durchdrungen seien, so daß das beobachtete Wimperspiel auch vom Plasma angeregt worden sein könnte. Dasselbe trifft auch bei der Flimmerbewegung der mit einer Sekretblase erfüllten Molluskenleberzellen, die Frenzel beschrieb, zu, da in der „ganz schmalen Zone im oberen Zellteil" immerhin noch so viel Protoplasma vorhanden sein konnte, daß eine Einwirkung desselben auf die Wimperbewegung möglich war.

Gegen den experimentellen Nachweis von PETER, daß die Basalkörperchen motorische Centra seien, wurde von EISMOND (1900, p. 137) mit Recht eingewendet, daß es wohl nicht möglich sei, durch einfaches Zerzupfen und Zerdrücken den Wimperapparat vollständig vom Protoplasma zu isolieren. Dieses werde zum mindesten noch zwischen den einzelnen Fasern des Fibrillenkonus hängen bleiben, deshalb sei eine Beeinflussung der Flimmerbewegung von seiten des Protoplasmas nicht ausgeschlossen.

Was schließlich die erwähnte Beobachtung GURWITSCH's betrifft, so weist er selbst (1900, p. 52; 1901, p. 207) darauf hin, daß es nicht entscheidbar sei, ob die Unbeweglichkeit des Flimmerbesatzes von dem Fehlen der Basalkörperchen oder vielmehr von dem Vorhandensein eines Häutchens abhänge, welches die Flimmerzellen des Rachens der Salamanderlarven in diesem Entwickelungsstadium noch bedecke.

Als direkten Beweis gegen die motorische Funktion der Basalkörperchen läßt sich nun die Thatsache anführen, daß es unbewegliche Wimpergebilde giebt, an deren Basis sich Basalkörperchen finden.

So beschrieb ich oben (cfr. p. 113, 124—125) bei den starren, als Tastorgane gedenteten Rückenborsten von Stylonychia je ein zugehöriges Basalkörperchen; dasselbe zeigt sich auch an den Tastborsten von Loxodes und dem hinteren Wimperbüschel von Paramaecium caudatum EHRBG.

Ähnliche Beobachtungen wurden auch an Metazoën gemacht. FÜRST (1900, p. 190) beschrieb bei den sensorischen „Haarzellen der Crista und Macula acustica“, sowie bei denen der „Nervenhügel und der Seitenorgane in der Haut“ von Lachsembryonen einen „Haarapparat“. Dieser besteht in Übereinstimmung mit den Einrichtungen der Flimmerzellen aus dem durch Verklebung von Cilien entstandenen Haar oder Speer, ferner aus einer Scheibe, die sich als aus kugeligen Basalkörperchen zusammengesetzt zu erkennen giebt und schließlich einem Konus, der dem Fibrillenkonus der Wimperzellen entspricht; darnach ist „die Haarzelle als eine, wenn auch spezifisch differenzierte Flimmerzelle aufzufassen“. Wichtig ist für uns das Vorhandensein einer aus Basalkörperchen zusammengesetzten Scheibe bei diesen unbeweglichen Sinneshaaren.

Bei dem THIELE'schen Organe von Pecten sah VIGNON (1900 b, p. 1233) an der Basis der starren Sinneshärchen charakteristische Basalkörperchen.

Ebenso beschrieb PRENANT (1900, p. 107) an den Sehzellen der

Hirudineen, wo er in den intracellulären Vaknolen einen cilienähnlichen Borstenbesatz nachwies, an der Basis der einzelnen Borsten deutliche, mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Basalkörperchen.

Auch die von Hesse (1900, 1901) an den Sehorganen verschiedener Wirbellosen (vor allem Mollusken und Arthropoden) entdeckten „Basalknöpfchen“ sind hier anzuführen. Sie zeigen das Aussehen charakteristischer Basalkörperchen nnd färben sich auch meist mit Eisenhämatoxylin schwarz.

Ähnliche Basalkörper fand Hamlyn-Harris (in einer demnächst in den „Zoologischen Jahrbüchern“ erscheinenden Abhandlung über die statischen Organe der Cephalopoden) an den Sinneszellen der „Macula statica“ der Tintenfische, wovon ich mich an seinen Präparaten selbst überzeugen konnte.

Während bei den von Fürst beschriebenen Sinneszellen eine Verwandtschaft mit echten Flimmerzellen sehr wahrscheinlich ist, kann man dagegen die übrigen erwähnten Sinneszellen nicht wohl anf Wimperzellen zurückführen. Mit Rücksicht darauf bezeichnet Hesse die Verdickung an der Basis der Sinneshärchen zum Unterschied von den Basalkörperchen als „Basalknöpfchen“. Mag nun eine Beziehung zu Flimmerzellen vorliegen oder nicht, jedenfalls dürfen wir in den Basalkörperchen und Basalknöpfchen wohl analoge Gebilde erblicken. Sie können an der Basis dieser starren Sinneshärchen — und das ist für nns wichtig — gewiß nicht eine motorische Fnnktion haben, da ja hier keine Bewegung vorhanden ist.

In ähnlicher Weise, wie bei den Sinneszellen, spricht anch das Vorhandensein von Basalkörperchen an der Basis der unbeweglichen Borsten der sog. Stäbchen- oder Borstensaumzellen gegen die kinetische Bedeutung der Basalkörperchen.

Frenzel (1886, p. 70 ff.) faßte die Stäbchen und Borsten der in Rede stehenden Zellen als Homologa zu seinen Fußstäbchen (= Basalkörperchen) anf und hielt sie für Schutzorgane „gegen mechanische wie auch gegen chemische Eingriffe (Selbstverdauung im Darm etc.)“.

Nicolas (1891, Fig. 3) bildet dagegen an den Zellen des Wolff'schen Körpers unter dem Borstenbesatz einen Saum von Stäbchen ab, von denen jedes an der Basis einer Borste liegt.

Ähnliches fand auch Zimmermann (1898) am Dickdarmepithel beim Menschen, nahm aber an, daß zwischen den an der Oberfläche der Zellen gelegenen Stäbchen die Borsten als pseudopodienartige Fortsätze nach außen treten.

Heidenhain (1899 b, p. 220—221) wies am Froschdarm nach, daß die von Zimmermann gesehenen Stäbchen je an der Basis der

psendopodienartigen Fortsätze liegen und daß beide zusammen dem „Fußstäbchen“ FRENZEL's entsprechen. Dabei sind nur die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Stäbchen als Basalkörperchen aufzufassen, während die schwach tingierbaren Fortsätze den Cilien entsprechen.

Ebenso beschrieb auch PRENANT (1899, p. 35) an der Basis solcher Borstensäume Basalkörperchen, die aber im Vergleich zu denen der Flimmerzellen schwächer ausgebildet seien und eine mehr oder weniger unregelmäßige Lagerung zeigen. Dies läßt ihn vermuten, daß der Borstenbesatz „représente une garniture vibratile en quelque sorte immobilisée et figée, et comme atrophiée par le fait de l'immobilisation“, da er den Basalkörperchen der echten Flimmerzellen eine kinetische Funktion beilegt.

Dieselbe Ansicht teilt auch STUDNIČKA (1899, p. 8), indem er beobachtete, daß bei den „nicht flimmernden Wimperzellen“ im Darmkanal von Ascaris die Basalkörperchen dem Fehlen einer Flimmerung entsprechend auch nur „äußerst schwach entwickelt sind“. Am Fuße der Stäbchen im Darmkanale verschiedener Wirbeltiere konnte er ebenfalls Basalkörperchen nachweisen.

Dies gelang auch VIGNON (1900a, p. XIV—XVI). Er fand, daß die Basalkörperchen an der Basis der Borsten bei den Borstensaumzellen im allgemeinen kleiner seien, als diejenigen der Flimmerzellen. Es zeigte sich ferner, daß bei manchen Borstensäumen die Basalkörperchen sich nicht mit Eisenhämatoxylin darstellen ließen. Trotzdem glaubte er, annehmen zu dürfen, daß beide Arten von Basalkörperchen mit denen der Flimmerzellen verglichen werden können.

Diese gegen die kinetische Funktion der Basalkörperchen sprechenden Beobachtungen an Borstensäumen vermehrt VIGNON (1900b, p. 1233) noch durch die Angabe, daß er an den Tentakeln von Pecten Flimmerzellen gefunden habe, die sicher keine Basalkörperchen besitzen. Dies würde darauf hinweisen, daß das Vorhandensein von Basalkörperchen für das Zustandekommen der Flimmerbewegung nicht notwendig ist.

Aus dem Vorhergehenden sehen wir, daß nicht nur für die Ansicht von der kinetischen Funktion der Basalkörperchen kein einwandsfreier Beweis mehr übrig bleibt, sondern daß verschiedene Thatsachen sogar gegen eine solche sprechen. Denn in allen Fällen, wo man glaubte, daß dieser Beweis erbracht sei, konnte nachgewiesen werden, daß dabei eine Einwirkung des Protoplasmas durchaus nicht ausgeschlossen war. Die Thatsache aber, daß wir Basalkörperchen an der Basis unbeweglicher Ciliengebilde, nämlich bei Sinneshaaren

und am Borsten- oder Stäbchensaum, antreffen, spricht entschieden gegen eine motorische Bedeutung der Basalkörperchen.

Welche Funktion müssen wir aber dann den Basalkörperchen beilegen?

Die Ansicht Eismond's (1900, p. 139) geht dahin, daß wir es bei den Basalkörperchen „nicht mit irgend centralen kinetischen Apparaten, sondern mit Bildungen zu thun haben, welche, ähnlich den Verhältnissen an den Flossen der Fische, bloß zur Befestigung des Wimperapparates und Ansetzung der wirksamen Kräfte dienen", welch letztere „im Protoplasma in molekulären Vorgängen unbekannter Natur zu suchen" seien. Dabei vergleicht er die mit Wimperwurzeln ausgestatteten Flimmerzellen mit dem Stützapparat der unpaaren Flosse und diejenigen ohne solche mit dem Stützapparat der Mundcirren bei Amphioxus. Je nach der Anforderung, welche an die Flimmerzellen gestellt werde, finden wir bei ihnen einen einfacheren oder komplizierteren Stützapparat; bei den Infusorien fehlt nach seiner Ansicht ein solcher ganz, was, wie meine Untersuchungen zeigen, nicht zutrifft.

Mit der Eismond'schen Auffassung von der Funktion der Basalkörperchen stimmt die oben erwähnte (cfr. p. 149) Ansicht Schuberg's (1891, p. 218) überein. Ähnlich äußerte sich auch schon früher Künstler (1882, p. 21) über die Basalkörperchen an den Geißeln der Flagellaten, indem er fand, daß die Geißeln „pivotent sans cesse sur le bourgeon charnu qui les supporte, toute d'une pièce, comme s'ils y étaient articulés". Auch Plenge (1899, p. 226) machte es bei den Geißeln der Mycetozoenschwärmer „den Eindruck, als wenn sie an den Basalkörperchen wie in einem Kugelgelenk eingelenkt" seien. Ähnlich beschreibt Meisenheimer (1899, p. 712) die Basalkörperchen an der Wimperzelle der Urniere von Ancylus fluviatilis als verdickte, „der Ansatzstelle der Cilien einen stärkeren Halt verleihende" Knötchen.

Auch mir erscheint die Ansicht Eismond's, daß die Basalkörperchen als Stützapparate für die Wimpergebilde aufzufassen sind, sehr zutreffend. Denkt man daran, wie heftig häufig das Schlagen der Wimpern erfolgt, so erscheint es sehr vorteilhaft, wenn nicht gar physiologisch notwendig, daß die Cilien eine besondere Befestigung am Zellenkörper erhalten. Dazu eignen sich aber die Basalkörperchen vorzüglich. Dies zeigt sich besonders in solchen Fällen, wo die Cilien sehr nahe an einander stehen oder gar zu einem komplizierteren Wimperapparat (undulierende Membran, Membranelle, Cirre) verklebt sind. Hier bilden die Basalkörperchen dann durch

ihre nahe Aneinanderlagerung gewissermaßen eine feste Platte, welche für den gesamten Cilienbesatz eine vorzügliche Stütze darstellt.

Diese Deutung der Basalkörperchen hat vor derjenigen der kinetischen Funktion den weiteren Vorzug, daß sie auch das Vorhandensein derselben bei den unbeweglichen Sinneshaaren und Borstensäumen erklärt. Die letzteren werden häufig stark passiv hin und her bewegt und bedürfen deshalb ebenfalls einer größeren Befestigung. Da diese passive Bewegung an Stärke jedoch nicht der aktiven Flimmerbewegung gleichkommt, so ist es auch erklärlich, warum in manchen Fällen die Basalkörperchen hier nicht so deutlich ausgebildet sind.

In ganz anderer Weise denkt sich Gurwitsch (1901, p. 219) die Funktion der Basalkörperchen. Er fand an dem Flimmerepithel der Tuba des Kaninchens, am Rachen- und Ösophagusepithel der Krötenlarven, sowie am Darmepithel des Lumbricus, daß hier die Basalkörperchen vor den Flimmerhaaren entstehen und diese aus sich heraussprossen lassen. Daraus schließt Gurwitsch, daß die Basalkörperchen „den Nachwuchs der Flimmerhaare sowohl im Verlaufe der histogenetischen Entwicklung, wie auch des weiteren Lebens und Thätigkeit der fertigen Flimmerzelle" liefern. Mit dieser Auffassung, die an und für sich sehr plausibel erscheint und auch das Vorhandensein von Basalkörperchen bei unbeweglichen Sinneshaaren und Borstensäumen zu erklären vermag, läßt sich jedoch die von Gurwitsch selbst gemachte Beobachtung, daß bei den Flimmerzellen im Rachen von Salamanderlarven die Basalkörperchen erst nach Bildung der Cilien entstehen, nicht recht in Einklang bringen.[1])

Da wir nun eine Einwirkung der Basalkörperchen auf die Flimmerbewegung in Abrede stellen müssen, so bleibt uns noch übrig, zu untersuchen, auf welche Weise das Wimperspiel vor sich geht.

[1]) In der nach Abschluß meiner Arbeit erschienenen vorläufigen Mitteilung von Holmgren, N.: Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten (Anat. Anz. XXI. Bd., No. 14 vom 4. Juli 1902, p. 373—378, 5. Abt.) spricht Verfasser die Ansicht aus, daß die Basalkörperchen, „sowohl motorische Centren (bei typischen Flimmerzellen) als auch Centren der Flimmerhaarregeneration" seien. Aus mehreren Gründen, besonders aber aus dem Vorhandensein von Basalkörperchen an den Chitinmatrixzellen von Arthropoden glaubt Holmgren nun schließen zu dürfen, daß „alle vertikal gestreiften Chitinbildungen — — morphologisch und phylogenetisch nichts als starre chitinisierte und verklebte Flimmerhaare seien" und daß man deshalb ihre Entstehung auf die Basalkörperchen zurückführen müsse.

Wie schon (cfr. p. 142) erwähnt wurde, will Nussbaum (1877, p. 392) am Nierenepithel der Plagiostomen beobachtet haben, daß die Bewegung der Cilien durch Kontraktion der Wimperwurzeln erfolge.

Eine ähnliche Ansicht sprach auch Benda (1899, p. 383; 1901, p. 156) aus, indem er die Wimperwurzeln als aus Mitochondrien, d. h. aus primitiven Kontraktionselementen, zusammengesetzt beschreibt, „die auch anderwärts mit der Bildung motorischer Organe in Beziehung stehen“. Auf die Gründe, die gegen eine solche Auffassung sprechen, habe ich schon oben (cfr. p. 142) hingewiesen.

Die Annahme, daß der Bewegungsapparat der Cilien an deren Basis zu suchen sei, teilt auch Tönniges (1898, p. 129—130). Nach seiner Beschreibung verlaufen bei Opalina „dicht unter der Pellicula sich kreuzende Fibrillen, auf deren Knotenpunkten die Wimpern stehen und deren Kontraktion vermutlich die Bewegung der Wimpern verursachen“. Wie ich schon gelegentlich der Beschreibung von Opalina (cfr. p. 79) erwähnt habe, konnte ich von einer derartigen Einrichtung, die ich überdies für physiologisch unmöglich halte, dort nichts finden.

Auch wurde mit der Zeit von mehreren Forschern bewiesen, daß die Bewegung in der Cilie selbst und nicht etwa in irgend welchen Apparaten an ihrer Basis ihren Sitz habe. Dafür spricht unter anderem die bei Flagellaten häufig beobachtete Erscheinung, daß der untere Teil der Geißel vollkommen starr und unbeweglich bleibt, während das freie Ende lebhafte Schwingungen vollführt; die Geißel muß dementsprechend selbst beweglich sein.

Allein die schon längst bekannte Thatsache, daß völlig vom Körper losgerissene Cilien oder Geißeln sich nicht mehr oder doch nur sehr kurze Zeit noch bewegen, deutet darauf hin, daß die Cilie zur Ausführung ihrer Bewegung einen Reiz vom Körper selbst empfangen muß. Daß dieser Reiz nicht vom Basalkörperchen ausgeht, wie bisher meist angenommen wurde, haben wir oben gesehen. Wahrscheinlich giebt das Protoplasma die Anregung zur Flimmerbewegung; denn in allen Fällen, wo bei der Lostrennung einer Cilie vom Zellenkörper eine kleine Menge Protoplasma an ihrer Basis vorhanden war, zeigte sich auch noch längere Zeit eine Bewegung.

B. Entstehung der Basalkörperchen.

v. Lenhossék-Henneguy'sche Hypothese.

Während man sich früher mit der Entstehung der Basalkörperchen wenig beschäftigt hatte, so ist seit wenigen Jahren diese Frage

in den Brennpunkt der Untersuchungen über die Wimperzellen gerückt. Zwei Forscher, v. Lenhossék und Henneguy, begründeten unabhängig von einander im Jahre 1898 fast gleichzeitig die Hypothese, daß die Basalkörperchen der Flimmerzellen aus Centrosomen hervorgehen. v. Lenhossék (1898a, p. 108 ff.) machte seine Untersuchungen an dem „Nebenhodenepithel des Kaninchens und der Ratte", wo typische Flimmerzellen zwischen gewöhnlichen Cylinderepithelzellen „sporadisch" eingeschaltet sind. In den Cylinderzellen fand er die Centralkörperchen als „dicht unter der freien Fläche der Zelle gelegene Körnchen". Bei den Flimmerzellen konnte er aber trotz eifrigen Suchens nirgends etwas von Centralkörperchen wahrnehmen. Da nun die Basalkörperchen bezüglich ihrer Lage an der Zellenoberfläche mit den Centralkörperchen der benachbarten Cylinderzellen übereinstimmten, so drängte sich ihm die Vermutung auf, daß man in beiden dieselben Gebilde zu erblicken habe.

Außer dieser Übereinstimmung in der Lage und dem Fehlen der Centralkörperchen in allen untersuchten Flimmerzellen sprechen nach v. Lenhossék für die „Centralkörpernatur der Basalkörperchen" noch folgende Gründe: „Sie zeigen am ungefärbten Präparat dieselbe starke Lichtbrechung" und bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin die gleiche intensive Schwarzfärbung, wie die Centralkörperchen. „Einen schwerwiegenden Beweis für die Richtigkeit" seiner Anschauung erblickt er weiterhin „in der Analogie mit Verhältnissen der Samenfäden und ihrer Entwicklung", bei der festgestellt wurde, daß ein Centralkörper den Achsenfaden hervorsprossen lasse und an der Wurzel desselben gewissermaßen als Basalkörperchen verbleibe.

Die Bildung der Basalkörperchen in den Flimmerzellen ist nach der Ansicht v. Lenhossék's (1898a, p. 117) so zu denken, daß die Centralkörperchen einer fortgesetzten Teilung unterliegen, „bis sich die ganze Oberfläche mit Centralkörpern bevölkert; diese lassen dann, vielleicht schon im Momente ihrer Entstehung, gerade so wie die Centralkörper in den Spermatiden, je einen fadenförmigen, beweglichen Fortsatz aus sich hervorgehen, der frei aus der Zelle hervorragt und deren Komplex den Flimmerbesatz der Zelle darstellt."

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen Henneguy's (1898, p. 482 ff.) bildeten die Spermatocyten einiger Schmetterlinge (Bombyx mori und Hyponomeuta cognatella). Er fand hier, wie das ähnlich kurz vorher schon Meves (1897a, p. 2—3) an mehreren Lepidopterenspermatocyten beschrieben hatte, an der Basis der vier Cilien dieser Zellen je ein mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbtes Basalkörperchen, von denen je zwei nahe an einander liegen. Bei der Mitose dieser

Spermatocyten spielt nun je ein solches Basalkörperchen die Rolle eines echten Centralkörperchens, indem es die Spitze der achromatischen Spindel einnimmt; dabei bleibt es mit den beiden Cilien im Zusammenhang. Diese Thatsache und die oberflächliche Lage der Centrosomen in Epithelzellen, sowie die Beobachtungen an tierischen und hauptsächlich an pflanzlichen Spermatiden brachten Henneguy (1898, p. 494—495) zu der Überzeugung, daß die Basalkörperchen der Flimmerzellen „sont de véritables centrosomes", welche wir als „centres cinétiques pour les mouvements externes de la cellule" betrachten dürfen.

Wir wollen nun an der Hand der bis jetzt über diese Frage erschienenen Litteratur, sowie eigener Beobachtungen untersuchen, welche Thatsachen für und gegen die v. Lenhossék-Henneguy'sche Hypothese ins Feld geführt werden können. Dabei wollen wir so verfahren, daß wir der Reihe nach die verschiedenen, von den Begründern dieser Hypothese als Beweise angeführten Punkte auf ihre Beweiskraft prüfen.

Oberflächenlage der Centrosomen.

Was zunächst die oberflächliche Lage der Centrosomen in Epithelzellen betrifft, welche v. Lenhossék und Henneguy als Beweis für die Richtigkeit ihrer Ansicht von der centrosomalen Entstehung der Basalkörperchen ansprechen, so haben allerdings mehrere Forscher diese als bei zahlreichen Epithelien zutreffend beschrieben.

Zuerst hatte Zimmermann (1894, p. 245) auf der Anatomenversammlung in Straßburg die Lage der Centrosomen nahe der Oberfläche an Epithelzellen des Uterus und des Dickdarms des Menschen sowie in den Harnkanälchen vom Kaninchen demonstriert.

Ähnlich fanden auch Heidenhain und Cohn (1896, p. 203) bei den Mikrocentren der Cylinderzellen von Vogelembryonen, „daß sie hier der Regel nach an dem einen Ende der Zelle unmittelbar unter der freien Oberfläche des Epithels gelegen sind". Sie konstatierten diese Lage an dem Cylinderepithel des Vorderdarms, des Centralnervensystems, des Gehörbläschens, der Retina, des Pigmentepithels etc.

Ballowitz (1898, p. 369) beobachtete an den Plattenepithelien „der Pharyngeal- und Kloakenhöhle und der äußeren Körperfläche der Salpen, daß die oberflächliche Lagerung der Körperchen stets nur an der freien, der Anheftung der Zelle entgegengesetzten Seite statt hat".

In seiner ausführlichen Arbeit über Drüsen und Epithelien be-

schrieb ZIMMERMANN (1898, p. 690—691) die Lage der Centralkörperchen in der Nähe der Zelloberfläche bei einer großen Zahl von Epithelien, so im Dünn- und Dickdarm, in den Hälsen der Fundusdrüsen des Magens, in den Speichelröhrchen, im Nebenhoden. Bei manchen Epithelien war das Mikrocentrum „in unmittelbarem Kontakt mit der freien Zelloberfläche", so „in sämtlichen Nierenkanälchen mit Ausnahme der gröberen Sammelröhrchen, im Deckepithel des Uterus, im Ausführungsgangssystem des Pankreas, in den interlobulären Gallengängen, in der Thyreoidea, im sekretleeren Zustande der großen Zellen in der Thränendrüse, auch in den Knäueldrüsen".

Ebenso fand auch HEIDENHAIN (1899a, p. 107) an der Niere und dem Epithel des Harnleiters von Proteus, sowie an den Ausführungsgängen verschiedener Drüsen beim Menschen eine oberflächliche Lage der Centralkörperchen.

Nach allen diesen Beobachtungen dürfen wir es nun als sicher erwiesen betrachten, daß die Centralkörperchen bei Epithelzellen in der That meist nahe der freien Oberfläche der Zelle liegen. Ob aber daraus geschlossen werden darf, daß die ebenfalls an der freien Zellperipherie gelegenen Basalkörperchen der Wimperzellen den Centralkörperchen anderer Epithelzellen entsprechen, wie v. LENHOSSÉK und HENNEGUY annehmen, ist sehr zweifelhaft. HEIDENHAIN (1899a, p. 105—106) stellte nämlich fest, daß bei den Flimmerepithelzellen der Lebergänge von Helix die Basalkörperchen „in die Grenzmembran selbst implantiert sind" und „vielleicht geradezu als Differentiationsprodukte derselben aufgefaßt" werden können. Da nun aber die Centralkörperchen der Epithelzellen immer nur von innen her der Grenzmembran anliegen, so folgt daraus, wie HEIDENHAIN (1899a, p. 106) hervorhebt, daß sich die Basalkörperchen „wenigstens in topographischer Beziehung anders als die Centralkörper" verhalten. Ähnlich fand auch GURWITSCH (1901, p. 220), daß die Basalkörperchen bei verschiedenen Flimmerzellen stets in „einem scharf abgegrenzten hyalinen Saum" liegen.

Centralgeißel.

ZIMMERMANN (1898, p. 693—694) erwähnt noch eine weitere Beobachtung über die oberflächliche Lage der Centrosomen, die für die centrosomale Entstehung der Basalkörperchen sprechen könnte. Er fand nämlich in sämtlichen Nierenkanälchen mit Ausnahme der Sammelröhrchen, in dem Ausführungsgangsystem des Pankreas, in

den Samenblasen eine eigentümliche Bildung, die er „Centralgeißel" nennt. Es zeigte sich, daß bei dem in Gestalt eines Diplosoma auftretenden Mikrocentrum „der der freien Oberfläche der Zelle zunächst liegende Centralkörper diese ausnahmslos berührt, und daß von demselben ein feiner Faden, der »Außenfaden« (die eigentliche Geißel), frei über die freie Zelloberfläche hinans in das Kanallumen hineinragt". Hier entspricht also das Diplosoma vollständig einem Basalkörperchen und Zimmermann (1898, p. 697) wirft daher selbst die Frage auf, „ob die an der Basis der Cilien der echten Flimmerzellen dicht unter der Zelloberfläche gelegenen Knötchen mit dem das typische Kinocentrum darstellenden Diplosoma verwandt" seien. Eine ebensolche Centralgeißel beschreibt auch Gurwitsch (1901, p. 188) an den Centralkörperchen vom Fimbria-Epithel des Kaninchens.

Spermatogenese bei den Tieren.

An die Beziehung der Centralkörperchen zu der Centralgeißel erinnern nun auch die Befunde, welche bei der Spermatogenese gemacht wurden.

Hermann (1889, p. 88—89) beobachtete bei Salamander und Maus, daß das als „Nebenkern" bekannte Gebilde in den Spermatocyten „zu dem Prozeß der Karyokinese Beziehungen eingeht und als Analogon" zu den „Attraktionssphären mit den in ihrem Inneren gelegenen Centrosomen oder Polarkörperchen auftritt". In den Spermatiden zeigt sich dieser Nebenkern dann in Form zweier verschiedener Gebilde, nämlich einem farblosen nnd einem färbbaren. Der färbbare Teil des Nebenkerns liegt an der Zelloberfläche und besteht beim Salamander aus einem Korn und einem Ring, welch letzterer bei der Maus zu fehlen scheint. Das Korn wird zum Mittelstück des fertigen Spermatozoon und vermittelt so die Verbindung des Schwanzfadens mit dem aus dem Kern hervorgegangenen Kopf. Der Ring steht mit der Bildung des Flossensaumes bei den Salamanderspermatozoën in Zusammenhang. Bei der Spermatogenese einiger Selachier gelang Moore (1896, p. 294) der Nachweis, daß aus den beiden Centrosomen, nachdem sie dicht an die Peripherie der Spermatide gerückt sind, ein feines Fädchen entsteht, welches die Zellwand durchbohrt und frei nach außen tritt. Hieranf wandern die Centrosomen samt dem Fädchen gegen den Kern. Dieses Fädchen entspricht bei dem reifen Spermatozoon dem Achsenfaden des Schwanzes. Was aus den Centrosomen wird, vermochte er nicht zu verfolgen.

Diese Art der Entstehung des Achsenfadens bestätigte Meves (1897 b, p. 116, 117) beim Salamander und führte auch den einwandsfreien Nachweis, daß die das Mittelstück des fertigen Spermatozoon zusammensetzenden Gebilde wirklich die Centrosomen sind. Bezüglich der Natur des Achsenfadens würde es sich nach seiner Ansicht „nm einen Mitomfaden der Zellsubstanz handeln, welcher ebenso, wie z. B. ein Polstrahl oder eine Spindelfaser der achromatischen Figur der Mitose, an dem Centralkörper angeheftet ist".

Hermann (1897, p. 308—309) führt die von Meves ausgesprochene Ansicht, daß der Achseufaden mit einem Mitomfaden zu vergleichen ist, weiter aus und glanbt, daß von den das Mittelstück bildenden Centrosomen „der Impuls für die Bewegungserscheinung des Samenfadens gegeben wird", was schon früher Eimer (1874, p. 130) vermutete.

Bei den merkwürdigen wurmförmigen Spermatozoën von Paludina vivipara fand v. Erlanger (1897, p. 166), daß das am Hinterende befindliche, stark lichtbrechende „Endplättchen", welches ein Wimperbüschel trägt, „dem (wahrscheinlich doppelten) Centralkörper entspricht". v. Lenhossék (1897 a; 1898 b, p. 300) gelang zum ersten Male der Nachweis bei Säugern, und zwar bei der Ratte, daß der Achsenfaden vom distalen Centrosoma gebildet werde. Er hält die Centrosomen des Mittelstückes für das kinetische Centrum für die Bewegung des Schwanzes. Die centrosomale Entstehung des Achsenfadens bei der Ratte bestätigte Meves (1897 c, p. 168) und stellte dasselbe für den Menschen fest. Ebenso fand auch v. Bardeleben (1897 a, p. 147; 1897 b; 1898) beim Menschen, daß „der Achsenfaden wesentlich aus den Centralkörpern" hervorgehe.

Suzuki (1898, p. 128—129) untersuchte die Spermatogenese der Selachier genauer und beobachtete, daß der Schwanzfaden vom distalen Centrosoma gebildet werde. Bald darauf wird dieses zu einem Ring, durch den der Schwanzfaden hindurchtritt und sich mit dem proximalen Centrosoma verbindet. Dann wächst dieses proximale Centrosoma zu einem langen Stabe aus, der bis zum Kerne reicht.

Benda (1898, p. 395—396) konstatierte das Heranrücken des centrosomalen Kornes an den Kern bei mehreren Säugern und bei Sauropsiden (Lacerta, Fringilla). Unter den Amphibien fand er, daß bei den Anuren (Rana uud Bombinator) „das centrosomale Mittelstück nur kornartig bleibt", während es bei den Urodelen (Salamandra) lang auswächst. Ähnliche Verhältnisse, wie bei Salamandra nnd den Selachiern beobachtete Benda auch bei Gasteropoden.

Die Spermatogenese bei Helix pomatia wurde durch v. Korff (1899, p. 292) ausführlich beschrieben. Nach seinen Untersuchungen entsteht der Achsenfaden ebenfalls vom distalen Centrosoma, welches als Korn an seiner Basis bleibt. Das proximale Centrosom wächst dagegen stabförmig in die Länge gegen den Kern aus, wo es mit einer Verdickung endigt. Dieser Zustand der Spermatide bei Helix ist es, den Dangeard (1901, p. 1—4) mit gewissen Flagellaten vergleicht. Wie ich oben (cfr. p. 145) erwähnte, fand dieser Forscher bei Polytoma uvella, was ich bestätigen und auch bei Chlamydomonas feststellen konnte, an der Basis der Geißeln ein Basalkörperchen („blépharoplaste“), welches durch ein stäbchenförmiges Gebilde („rhizoplaste“) mit dem Kern verbunden ist; dieser Rhizoplast zeigt an seiner Endigung am Kerne eine knötchenförmige Verdickung („condyle“). In der That ist nun der Bau dieser Flagellaten vollständig analog dem der Spermatiden von Helix. Das Basalkörperchen entspricht dem distalen Centrosom, der Rhizoplast dem proximalen Centrosom und das Knötchen („condyle“) der Verdickung des letzteren am Kerne. Ob nun diese Übereinstimmung so gedeutet werden darf, daß wir in den entsprechenden Gebilden der Flagellaten wirklich Centrosomen sehen sollen, ist, wie auch Dangeard bemerkt, sehr zweifelhaft. Es ließe sich das nur so feststellen, daß man an der Kernteilung dieses Flagellaten, welche nach den Angaben Blochmann's (1894 a, p. 87; Fig. 2) eine karyokinetische ist, untersuchte, welche Rolle dabei die in Rede stehende Geißeleinrichtung spielt.

Die Beobachtungen v. Korff's bestätigte J. Nusbaum (1899, p. 180) für Helix lutescens.

Gegen die Ansicht, daß das centrosomale Mittelstück als kinetisches Centrum anzusehen sei, wendet sich Meves (1899, p. 380—383). Nach seiner Auffassung dienen die Centrosomen des Mittelstücks lediglich „dem Schwanz, durch dessen Kontraktilität der Samenfaden bewegt wird“, wie zuerst Ballowitz (1889, p. 435) aussprach, als Ursprung und vermitteln seine Verbindung mit dem Kopfe. „Am Samenfaden sowohl, als auch bei der Zellteilung spielen die Centralkörper also dieselbe Rolle, indem sie einmal als Angriffspunkte für die ›motorischen Fibrillen‹ und zweitens als Anheftungspunkte für die Kernteile (Spermienkopf bezw. Chromosomen) dienen, welche fortbewegt werden sollen“.

Nach diesen eingehenden Untersuchungen über die Spermatogenese an Vertretern aus den verschiedensten Klassen des Tierreichs steht es fest, daß der Achsenfaden des Schwanzes aus einem Centrosom hervorsproßt und daß das Mittelstück, welches durch seine

Lage an der Basis des Achsenfadens des Schwanzes gewissermaßen als Basalkörperchen desselben aufgefaßt werden kann, centrosomalen Ursprungs ist. In dieser Hinsicht ist also gegen die v. Lenhossék-Henneguy'sche Lehre nichts einzuwenden.

Spermatogenese bei einigen Pflanzen.

Im Anschluß an die Spermatogenese bei den Tieren wollen wir hier die Entstehung der sog. Cilienbildner (Blepharoplasten) bei pflanzlichen Spermatozoën betrachten, welche Henneguy (1898) als Stütze seiner Hypothese ansieht. Dabei halte ich mich hauptsächlich an die Darstellung, welche in jüngster Zeit J. Strasburger (1900, p. 177ff.) über diese Frage gegeben hat.

Hirase (1894, p. 359; 1895, p. 12) fand zuerst bei der Spermatogenese von Ginkgo in den Spermatogonien nahe dem Kerne abgegrenzte Kinoplasmamassen, welche mit der Bildung der Cilien des fertigen Spermatozoids in Zusammenhang stehen und wahrscheinlich als Centrosomen anzusprechen seien.

Ähnliches beschrieb Webber (1896—97, p. 453) bei Zamia und stellte fest, daß die in Frage stehenden Gebilde, für die er (1897—98b) die Bezeichnung „Blepharoplasten“ einführte, bei der Teilung der generativen Zelle gegen die Pole der Kernspindel wanderten, aber ziemlich weit entfernt von dieser blieben. Bei der Reifung des Spermatozoids umwachsen die Blepharoplasten dasselbe als cilientragendes Band. Da aber bei der Befruchtung dieses cilientragende Band ganz abgestoßen wurde und weiterhin bei den Teilungen des Eies nichts von Centrosomen zu erkennen war, so schloß Webber (1897—98b, p. 232) daraus, daß man die Blepharoplasten nicht als Centrosomen auffassen dürfe. Nach Hirase (1898) deutet aber die um die Blepharoplasten von Ginkgo auftretende Strahlung ganz entschieden auf die centrosomale Natur dieser Gebilde hin, wofür auch ihr dem der Spermatogenese der Metazoën entsprechendes Verhalten bezüglich der Cilienbildung spreche. Dieselben Thatsachen lassen auch Ikeno (1898, p. 17) vermuten, daß die Blepharoplasten bei Cycas revoluta als von den Centrosomen abstammende Bildungen aufzufassen seien, wenn er auch zugeben muß, daß diese vermeintlichen Centrosomen „von den bisher bekannten Centrosomen in einigen Punkten abweichen“. Ikeno (1898, p. 15) vergleicht ferner die Blepharoplasten der Spermatozoiden der Gymnospermen mit den von Belajeff (1897a, p. 339; b, p. 342) bei den spermatogenen Zellen von Characeen, Filicinen und Equisetaceen beschriebenen „Körper-

chen“, die ebenfalls mit der Cilienbildung in Zusammenhang stehen. Obgleich Belajeff (1898) geneigt ist, diese „Körperchen“ für centrosomale Gebilde zu halten, so bemerkt er doch ausdrücklich, daß es ihm nicht gelungen sei, ihre Beteiligung bei der Kernteilung zu beobachten.

Bei der Spermatogenese von Marsilia glaubte Shaw (1898, p. 177) nachweisen zu können, daß die Blepharoplasten mit Centrosomen nichts zu thun haben. Demgegenüber hält aber Belajeff (1899, p. 199) die centrosomale Natur der Blepharoplasten bei Marsilia über allen Zweifel erhaben. Allein die Thatsache, daß die Blepharoplasten weder vor, noch nach der Cilienbildung bei der Kernteilung die Rolle eines Centrosoms spielen und daß bei den Pteridophyten und Phanerogamen bisher überhaupt noch keine den Centrosomen entsprechende Gebilde nachgewiesen werden konnten, mahnen, wie Strasburger (1900, p. 185) mit Recht betont, sehr zur Vorsicht. Strasburger möchte die Blepharoplasten in den Spermatozoiden der Gefäßpflanzen vielmehr mit den von ihm entdeckten, schon oben (cfr. p. 147—148) erwähnten, linsenförmigen Hautschichtverdickungen einiger Algenschwärmsporen vergleichen. Daß die Blepharoplasten der Spermatozoiden intracellulär entstehen, während die entsprechenden Gebilde bei den Schwärmsporen an der Zellmembran gebildet werden, steht diesem Erklärungsversuch nach Strasburger deshalb nichts im Wege, weil ja auch die Hautschichten aus Kinoplasma hervorgehen, wie diese Blepharoplasten. Daraus dürfen wir schließen, daß die centrosomale Entstehung der Blepharoplasten durchaus nicht einwandsfrei festgestellt ist und deshalb auch nicht als Beweis für die centrosomale Natur der Basalkörperchen der Flimmerzellen angeführt werden kann, wie das Henneguy (1898, p. 487) wollte.

Lichtbrechung und Färbbarkeit.

Was die v. Lenhossék (1898a, p. 114) erwähnte Übereinstimmung der Basalkörperchen mit den Centralkörperchen hinsichtlich ihrer „starken Lichtbrechung“ am ungefärbten Präparate betrifft, so ist eine solche allerdings vorhanden. Da aber im Cytoplasma der Flimmerzellen, besonders bei Infusorien, noch zahlreiche andere Körnchen ein ebenso starkes Lichtbrechungsvermögen besitzen, so kann hieranf kein großer Wert gelegt werden.

Eine größere Beweiskraft scheint der Thatsache zuzukommen, daß die Basalkörperchen sich mit der für den Nachweis von Central-

körpern charakteristischen Eisenhämatoxylinmethode gleichfalls tiefschwarz färben.

Allein Studnička (1899, p. 9—10) und Vignon (1900a, p. XVI) wiesen mit Recht darauf hin, daß das Eisenhämatoxylin durchaus nicht eine spezifische Färbmethode in dem Sinne sei, daß sie ausschließlich nur die Centrosomen färbe. Sie führten auch mehrere Zellelemente an, welche mit Eisenhämatoxylin eine intensive Schwarzfärbung zeigen; so z. B. das Chromatin der Kerne, die doppelt lichtbrechenden Partien der quergestreiften Muskelfasern, ferner die von Heidenhain und Cohn (1896) beschriebenen Schlußleisten, das Chondriomitom Benda's (1899, p. 380) und anderes.

In gleicher Weise zeigen auch meine Untersuchungen zahlreiche Zellbestandteile, die sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färben. Ich erinnere dabei nur an die scheibenförmigen Körperchen bei Opalina (Fig. 1b u. c, J); die Trichocysten von Prorodon (Fig. 2d, T), Paramaecium (Fig. 6b—d, T) und Ophryoglena (Fig. 7a—c, T); die Reusenstäbchen von Prorodon (Fig. 2c, R), Chilodon (Fig. 3a—c, R) und Coleps (Fig. 4b—d, R); die Myoneme von Prorodon (Fig. 2c, Mr, Mr'), Carchesium (Fig. 13a, b, d, e; M und Ms); die endoplasmatischen Körnchen von Nyctotherus (Fig. 8a—e, J) und die Pyrenoide von Chlamydomonas (Fig. 14, Py). Die übereinstimmende Schwarzfärbung dieser verschiedenen Zellelemente läßt sich vielleicht aus dem Umstande erklären, daß sie alle stark verdichtete Plasmateile sind, worauf auch Gurwitsch (1900, p. 55) hinweist.

Es läßt sich nun auch ein Unterschied in der Färbbarkeit der Basalkörperchen und Centrosomen darin erkennen, daß diese beim Differenzieren mit Eisenalaun den Farbstoff viel länger festzuhalten vermögen, als die Basalkörperchen. Ich fand das z. B. am Flimmerepithel des Gaumens und der Kiemen von Tritonlarven. Dieselbe Beobachtung machte Fischel (1900, p. 261), und ich möchte auch die Angabe Zimmermann's (1898, p. 676), daß er in den Flimmerzellen des Nebenhodens des Menschen wohl Centrosomen, aber keine Basalkörperchen gesehen habe, hierauf zurückführen, da wir ja durch die Untersuchungen v. Lenhossék's (1898a) und anderer wissen, daß diese dort vorhanden sind.

Wie wir aus diesen Thatsachen ersehen, berechtigt uns die anscheinend übereinstimmende Färbung der Basalkörperchen und Centrosomen mit Eisenhämatoxylin nicht zu dem Schlusse, die Basalkörperchen von Centrosomen abzuleiten.

Centrosomen in Flimmerzellen.

Wenden wir nns nun der Frage zu, ob in den Wimperzellen Centrosomen vorhanden sind oder nicht, so haben wir schon erwähnt, daß von v. Lenhossék (1898a, p. 114, 118) „solche Centralkörper in keiner der von“ ihm „untersuchten Flimmerzellenart nachgewiesen werden konnten“, worin er „das wichtigste Resultat“ seiner Untersuchungen erblickt.

Ebenso gelang es auch Zimmermann (1898, p. 678) in den Flimmerzellen des Uterus vom Menschen „in keinem Falle ein Centrosoma oder Diplosoma aufzufinden“; er hält es jedoch für „möglich, daß dasselbe zwischen den Basalknötchen der Flimmerhaare steckte und von diesen verdeckt wurde“.

Auch Heidenhain (1899c, p. 66) suchte bei den Wimperzellen vergeblich nach „einer besonderen Centralkörpergrnppe“.

Ähnlich hat auch Fürst (1900, p. 192) in den von ihm untersuchten „Haarzellen“ von Lachsembryonen, die aus Flimmerzellen hervorgegangene Sinneszellen vorstellen und eine Scheibe von Basalkörperchen besitzen, „keine Centralkörperchen gefunden“.

Im Gegensatz zu diesen wenigen negativen Befunden sind in der letzten Zeit eine Reihe von Fällen beschrieben worden, wo bei Wimperzellen entweder in der Ruhe Centrosomen nachgewiesen oder, was gleichbedeutend ist, mitotische Teilungen beobachtet werden konnten.

So fand Hammar (1897, p. 16) beim Hunde „im Epithel des Nebenhodenkanälchens zahlreiche Mitosen (Figg. 10, 12, 23, 35m auf Taf. II—IV)“, wobei sich während der Teilnng „auf der freien Zellfläche Flimmerhaare nachweisen“ ließen.

In gleicher Weise beobachtete Zimmermann (1898, p. 676) in den Flimmerzellen des Nebenhodens ein Diplosoma unter der Zelloberfläche in einem hellen Hofe. Auch in den mit Basalkörperchen ausgestatteten „Stäbchensaumzellen“ des Dickdarms vom Menschen konnte er unter der Oberfläche deutliche Diplosomen erkennen.

Studnička (1899, p. 10—11, Fig. 3) fand „in Flimmerzellen des Pharynx junger“ Salamanderlarven, sowie in solchen „des Zungenepithels von erwachsenen Salamandra maculata“ deutliche Centrosomen etwa in der Mitte zwischen Kern und freier Zelloberfläche. Ebenso sah er auch bei Embryonen von Petromyzon fluviatilis in den „Flimmerzellen aus der oberen Partie der Kiemenhöhle, der Thyreoida und des Darmkanals äußerst distinkte einzelne oder Doppel-

körncheu, die oft in einem deutlichen Hof lagen". Auch wies er (1899, p. 16) „in Cuticularzelleu, und zwar denen der Epidermis von Petromyzontenembryonen, deutliche Ceutrosomen" nach.

Diese Angaben Studnička's wurdeu vou Fischel (1900, p. 262) vollkommen bestätigt und auf die Flimmerzellen des Oesophagus der Salamanderlarveu ausgedehut, wo sich ebenfalls gut unterscheidbare, vou einem hellen Hof umgebene Diplosomeu zwischen Kern und freier Zelloberfläche vorfinden.

Henry (1900, p. 253, 264, Figg. 3, 8 anf Taf. XIII) kounte in Wimperzellen des Nebenhodens von Mensch und Ratte das gleichzeitige Vorhandenseiu von Centrosomen uud Basalkörperchen nachweisen.

Ebenso beschrieb auch Benda (1901, p. 155) „im Flimmerepithel des Vas epididymidis bei Ratte und Kaninchen zweifellose Mitose wimperntragender Zellen". Er fand auch in den Flimmerzellen „am Mitteldarm von Anodonta außer den voll entwickelteu Basalkörperchen ganz regelmäßig nahe dem Kerne ein einfaches oder doppeltes Korn von Färbung nnd Gestalt des Centralkörperchens".

In vielen Fällen konnte auch Gurwitsch (1901, p. 191) „in den mit dem Basalkörperchenbesatze versehenen Zellen schwarze Körperchen" beobachten, „die immerhin eine große Ähnlichkeit mit Diplosomen besitzen, wegen ihrer wechselnden Lage jedoch nicht sicher diagnostiziert werden können".

Apáthy (1901, p. 192) ist „durch eine Nachvergoldung der Nachweis vou Centralkörpern im Ependym des Kalbes gelungen".

Schließlich kann ich noch erwähnen, daß ich am Wimperepithel der Kiemen von Tritonlarven ebenfalls deutliche Centrosomen an den Polen von mitotischen Teilungen wahrnehmen konnte.

Nach all diesen Befunden ist es sicher bewiesen, daß die Flimmerzelleu bezüglich des Vorhandenseins von Centrosomen in keiner Weise vou anderen Zellenarten abweichen. Die Thatsache, daß die Centrosomen in Wimperzellen häufig nur schwer beobachtet werden können, hängt vielleicht damit zusammen, daß sie oft sehr nahe der Oberfläche liegen und dadurch von den ebenfalls dort befindlichen Basalkörperchen verdeckt werden, worauf schon Zimmermann (1898, p. 678) hinwies.

Durch den Nachweis von Centrosomen in den Flimmerzelleu ist ein Hauptbeweispunkt der v. Lenhossék-Henneguy'schen Hypothese seiner Beweiskraft beraubt.

Centrosomenballen.

Nun haben wir noch Benda's (1901) vermeintlichen Nachweis der Entstehung der Basalkörperchen aus einem Centrosomenballen zu betrachten. Benda (1901, p. 153) fand in den Ependymzellen abnormer Centralkanäle beim Menschen „eine Mannigfaltigkeit in Lagerung und Form der Centralkörperchen". Dieselben zeigten häufig Einschnürungen und lagen teilweise als dichte Ballen von kleinsten Körnchen zwischen dem Kerne und der Zelloberfläche. An den Vasa efferentia der Epididymis beim Menschen sah Benda (1901, p. 154) cilienfreie und bewimperte Zellen mit einander abwechseln, wie das schon lange bekannt war. In den cilienfreien Zellen konnte er, wie v. Lenhossék (1898 a), ein Diplosom nahe der Zelloberfläche wahrnehmen; daneben zeigten sich „zahlreiche Zellen mit Centralkörperballen". „Als weitere Übergangsbilder findet man Zellen, in denen der Ballen eine lockere Form zeigt, näher der Zelloberfläche gerückt ist und von einzelnen Basalkörpern mit Cilien überlagert ist." Den Endpunkt dieser Reihe bilden schließlich vollständig bewimperte Zellen, welche eine reguläre Basalkörperschicht zeigen.

So einleuchtend nun die Beweisführung Benda's erscheinen mag, so ist sie doch nicht über allen Zweifel erhaben. Ob die Thatsache nämlich, daß in den Ependymzellen eines Gliasarkoms an Stelle des Centralkörperchens ein dichter Ballen von Körnchen gefunden wurde, so ausgelegt werden darf, daß hierin ein Übergang von dem Centralkörperchen zu den Basalkörperchen zu erblicken sei, ist durchaus nicht bewiesen. Es scheint vielmehr eine häufiger eintretende Erscheinung zu sein, daß sich bei gewissen pathologischen Vorgängen eine solche Vermehrung von Centralkörperchen vorfindet, ohne daß aus solchen Zellen nachher Flimmerzellen mit Basalkörperchen entstehen.

Bekanntlich fand Heidenhain (1896, p. 232) bei pathologisch entstandenen und „in cellulärer Degeneration begriffenen" mehrkernigen Riesenzellen aus einer mesenterialen Lymphdrüse von einem jungen Kaninchen „häufig 40—50 Stück" von Centralkörperchen. Ähnliche Beobachtungen machte er auch an pathologischen einkernigen Riesenzellen aus dem Knochenmark.

Ebenso sah auch Broman (1900, p. 20) in Riesenspermatiden, d. h. in ebenfalls abnormen Zellen, bei Bombinator „zahlreiche Centralkörper".

Da wir es in allen diesen Fällen mit abnormen Zellen zu thun haben, so können daraus, wie SOBOTTA (1897, p. 65) nnd BOVERI (1901. p. 147 ff.) mit Recht hervorheben, keine Schlüsse auf normale Zellen gezogen werden.

Gegen den vermeintlichen Nachweis der Entstehnng der Basalkörperchen aus Centrosomenballen im Nebenhoden des Menschen lassen sich anch die unten näher auszuführenden Beobachtungen GURWITSCH's (1901) anführen.

Schlußfolgerung.

Wenn wir nnn die verschiedenen Thatsachen, welche v. LENHOSSÉK nnd HENNEGUY als Stütze ihrer Hypothese aufgestellt haben, gegen einander abwägen, so kommen wir zu folgendem Resultat.

Für die centrosomale Natur der Basalkörperchen spricht die Beobachtung, daß bei der Spermatogenese der Tiere der Achsenfaden von einem Centrosom entsteht, welches an dessen Basis gewissermaßen als Basalkörperchen verharrt. Ebenso ist es sicher bewiesen, daß bei den als „Centralgeißeln" beschriebenen Einrichtungen die Geißel aus einem Centrosom entspringt.

Von zweifelhafter Beweiskraft für die v. LENHOSSÉK-HENNEGUY-sche Hypothese sind folgende Punkte: Die Lage der Centrosomen ist bei Epithelzellen zwar eine oberflächliche, unterscheidet sich aber von der der Basalkörperchen nach HEIDENHAIN's (1899 a, p. 105) Angaben dadurch, daß diese der äußeren Grenzmembran „implantiert" sind, während die Centrosomen unterhalb derselben liegen. Die Behauptung, daß bei den Spermatozoiden einiger Gymnospermen (Ginkgo, Zamia Cycas) die Cilien aus einem centrosomaähnlichen Gebilde, dem „Blepharoplasten" entstehen, ist von verschiedenen Seiten, zuletzt von STRASBURGER (1900) bekämpft worden. Bezüglich der vermeintlichen Übereinstimmung der Basalkörperchen und Centrosomen hinsichtlich der Färbung mit Eisenhämatoxylin konnte nachgewiesen werden, daß dieselbe nicht ganz zutrifft, und außerdem nicht beweisend sein kann, da sich noch verschiedene Zellbestandteile gleich tiefschwarz färben. Auch BENDA's (1901) Beobachtung eines Überganges von Centrosomen zu Basalkörperchen ist nicht einwandsfrei bewiesen.

Gegen die centrosomale Entstehnng der Basalkörperchen spricht vor allem der Nachweis von Centrosomen in Flimmerzellen, der jetzt bei den verschiedensten Wimperepithelien geglückt ist. Ebenso zeigen die unten zu erwähnenden Befunde GURWITSCH's (1901) über

die Entstehung der Basalkörperchen in überzeugender Weise die Unhaltbarkeit der v. Lenhossék-Henneguy'schen Hypothese.

Schließlich weist auch das Vorhandensein von Basalkörperchen an den Wimperapparaten der Infusorien, bei denen ja nichts von einem centrosomaähnlichen Gebilde bekannt ist, darauf hin, daß die Basalkörperchen nicht von Centrosomen abstammen können. Denn daß die Infusorien ursprünglich Centrosomen besessen haben, daß diese aber jetzt ganz in die Bildung von Basalkörperchen aufgegangen seien, ist doch wohl nicht anzunehmen.

Aus diesen Erwägungen folgt nun, daß zwar in einzelnen abweichenden Fällen (Spermatiden, Centralgeißeln) die Cilien aus Centrosomen hervorsprossen, wobei diese die Rolle von Basalkörperchen spielen. Bei den gewöhnlichen Flimmerzellen aber, sowie bei den Infusorien, kann von einer Abstammung der Basalkörperchen von Centrosomen nicht die Rede sein.

Wie haben wir uns nun die Entstehung der Basalkörperchen der Wimperzellen zu denken? Nach der Ansicht Heidenhain's (1899 a, p. 106) deutet die Implantation der Basalkörperchen in die Grenzmembran darauf hin, daß sie vielleicht geradezu als Differentiationsprodukte derselben aufgefaßt werden können.

Henry (1900, p. 284) versichert, daß „il n'y a pas de relation génétique entre les corpuscules basaux et les centrosomes", sondern daß „les pièces basales seraient des formations nouvelles, cytoplasmiques, indépendantes".

Gurwitsch (1900, p. 55) nimmt für die Flimmerzellen des Rachenepithels von Salamanderlarven an, daß die Basalkörperchen „aus den Basalteilen der Flimmerhaare durch Verdichtung und Differenzierung ihrer Substanz entstehen" könnten. „Es spricht nämlich dafür der Umstand, daß bei den sehr zahlreichen Flimmerhaaren einer jeden Zelle die Basalkörper ganz gleichzeitig auftreten, was bei einer Apposition von auswärts kaum zu erwarten wäre." An dem Tubarepithel von Kaninchen und dem Rachenepithel der Bufolarven fand Gurwitsch (1901, p. 187, 193), daß die Basalkörperchen vor den Cilien auftreten. Sie entstehen „als Verdickungen in den Knotenpunkten des wabigen Zellsaumes", bei welchem wir es „stets mit einem scharf abgegrenzten hyalinen Saum zu thun" haben, „welcher implicite das Material für die Flimmerhaare und Basalkörper enthält". Nach der Bildung der Basalkörperchen sprossen aus diesen die Cilien hervor.

Durch die interessanten Untersuchungen Gurwitsch's scheint die v. Lenhossék-Henneguy'sche Hypothese von der centrosomalen

Entstehung der Basalkörperchen für die Flimmerzellen endgültig widerlegt zu sein. Die Basalkörperchen der Wimperzellen entstehen wahrscheinlich als cytoplasmatische Gebilde an der Zelloberfläche und sind als besondere Verdichtungen an der Wurzel der Cilien aufzufassen, die sich dank ihrer dichteren Beschaffenheit stark färben.

Litteraturverzeichnis.

Apathy, St. (1897): Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, XII. Bd. (1897), p. 495—748, Taf. 23—32.

— (1901): (Briefliche Mitteilung bei Gurwitsch 1901.) Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw., LVII. Bd. (1902), p. 192 Anm.

Ballowitz, E. (1889): Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, XLVI. Bd. (1890), p. 433—464.

— (1898): Notiz über die oberflächliche Lage der Centralkörper in Epithelien. Anat. Anz., XIV. Bd. (1898), p. 369—372.

Bardeleben, K. v. (1897a): Über die Entstehung der Achsenfäden bei menschlichen und Säugetier-Spermatozoen. Anat. Anz., XIV. Bd. (1897), p. 145—147.

— (1897b): Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.) 1897, Suppl.-Bd., p. 193—234, Taf. IX—X.

— (1898): Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXXI. Bd. (1898), p. 475—520, Taf. XVIII—XX.

Belajeff (1897a): Über die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., XV. Bd. (1897).

— (1897b): Über die Ähnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. Ibidem.

— (1898): Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., XVI. Bd. (1898).

— (1899): Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., XVII. Bd. (1899).

Benda, C. (1898): Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. II. Teil: Die Histiogenese der Spermien. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Phys. Abt.), 1898, p. 393—398.

— (1899): Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Phys. Abt.), 1899, p. 376—383.

— (1901): Über neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Phys. Abt.), 1901, p. 147—157.

Bidder, G. (1896): The Collar-cells of Heterocoela. Quart. Journal of microscop. Science, XXXVIII. Bd. (1896), p. 9—43, Pl. 2.

Blochmann, F. (1894a): Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biolog. Centralblatt, XIV. Bd. (1894). p. 82—91; 3 Textfiguren.

Blochmann, F. (1894 b): Zur Kenntnis von Dimorpha mutans Grub. Biolog. Centralblatt, XIV. Bd. (1894), p. 197—200; 3 Textfiguren.

— (1895): Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I Protozoa. Hamburg 1895.

Boveri, Th. (1901): Über die Natur der Centrosomen. Zellenstudien, Heft 4. Jena (Fischer), 1901.

Brauer, A. (1886): Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XIX. Bd. (1886), p. 489—519, Taf. IV.

Broman, J. (1900): Über Riesenspermatiden bei Bombinator igneus. Anat. Anz., XVII. Bd. (1900), p. 20—30, 10 Textfiguren.

Bütschli, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. Naturf. Gesellsch., X. Bd. (1876).

— (1889): Protozoa, III. Abt.: Infusoria und System der Radiolaria. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, I. Bd., III. Abt. (1887—89).

— (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig (Engelmann) 1896.

Claparède et Lachmann (1858—60): Études sur les infusoires et les rhizopodes. Mémoires de l'institut Genevois, T. V, VI et VII (1858—1860).

Dangeard, P. A. (1901): Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde. Le Botaniste, 7e Série, 6e fascicule (1901). Extrait, p. 1—4; 3 Textfig.

Eimer, Th. (1874): Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verh. d. physik.-medizin. Ges. in Würzburg, N. F. VI. Bd. (1874), p. 93—136, Taf. V.

— (1877): Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns, nebst Bemerkungen über Wimperepithelien. Arch. f. mikroskop. Anatomie, XIV. Bd. (1877), p. 94—118; Taf. VII.

Eismond, J. (1900): Über die Natur der sogenannten kinetischen Centren der Zellen. Verh. d. anatom. Gesellsch. in Pavia (1900), p. 125—140; 5 Fig.

Engelmann, Th. W. (1880): Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., XXIII. Bd. (1880), p. 505—535, Taf. V.

Erlanger, R. v. (1897): Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara. Anat. Anz., XIV. Bd. (1898), p. 164—167, 1 Textfig.

Fischel, A. (1900): Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anatomische Hefte, XV. Bd., Heft 2 (1900), p. 231- 266, Taf. XXVII.

Francé, R. (1894): Die Polytomeen, eine morphol.-entwicklungsgesch. Studie. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan., XXVI. Bd. (1894), p. 95 ff., Taf. XV—XVIII, 12 Textfiguren.

Frenzel, J. (1886): Zum feineren Bau des Wimperapparates. Arch. f. mikroskop. Anatomie, XXVIII. Bd. (1886), p. 53—80, Taf. VIII.

— (1892): Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoa. Bibliotheca zoologica. 1892. Kassel (Th. Fischer).

Friedreich (1858): Einiges über die Struktur in Cylinder- und Flimmerepithelien. Virchow's Archiv, XV. Bd. (1858), p. 535—539.

Fürst, C. M. (1900): Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz., XVIII. Bd. (1900), p. 190—203, 6 Textfiguren.

Gurwitsch, A. (1900): Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz., XVII. Bd. (1900), p. 49—58, 5 Textfiguren.

Gurwitsch, A. (1901): Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LVII. Bd. (1901), p. 184—229, Taf. XI—XII.

Hammar, J. A. (1897): Über Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.) 1897, Suppl.-Bd., p. 1—42, Taf. I—IV.

Heidenhain, M. und Cohn, Th. (1896): Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältnis zum Spannungsgesetz. Morphologische Arbeiten (Schwalbe), VII. Bd. (1897), p. 200—224, 4 Textfiguren

Heidenhain, M. (1896): Über die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen. Morphologische Arbeiten (Schwalbe), VII. Bd. (1897), p. 225—280, 20 Textfiguren.

— (1899a): Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz., XVI. Bd. (1899). p. 97—131, 15 Textfig.

— (1899b): Über die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LIV. Bd. (1899), p. 184—224, Taf. X—XI.

— (1899c): Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung an Epithelzellen und ihre Beziehung zum Mikrocentrum. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LIV. Bd. (1899), p. 59—67, Taf. IV.

Heider (1886): Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm. Arbeiten aus d. zool. Institut Wien, VI. Bd. (1886), p. 175—236, 3 Taf.

Henneguy, L. F. (1898): Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'anatomie microscopique, T. I (1898), p. 482—496, 10 Textfig.

Henry, A. (1900): Étude histologique de la fonction secrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieurs. Archives d'anatomie microscopique, T. III (1899—1900), p. 229—292, Taf. XII—XIV.

Hermann, F. (1889): Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., XXXIV. Bd. (1889), p. 58-106, Taf. III—IV.

— (1897): Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., L. Bd. (1897), p. 276—315, Taf. XVII.

Hesse, R. (1900): Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LXVIII. Bd. (1900), p. 379—477.

— (1901): Untersuchungen etc. VII. Von den Anthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LXX. Bd. (1901), p. 347—473, Taf. XVI—XXI.

Hirase (1894): Notes on the Attractions-spheres in the Pollen-cells of Ginkgo biloba. The Botanical Magazin Tokyo, Vol. VIII (1894).

— (1895): Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. of the College of Science, Imp. Univers. Tokyo, Vol. VIII (1895).

— (1898): Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. of the Coll. of Sc., Imp. Univers. Tokyo, Vol. XII Part. II (1898).

Hoyer, H. (1899): Über das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpidium colpoda St. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LIV. Bd. (1899), p. 95—134, Taf. VII.

Ikeno, S. (1898a): Zur Kenntnis des sog. centrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. Flora (1898), LXXXV. Bd., und Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII. Bd.

— (1898b): Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univers. Tokyo, Vol. XII (1898), p. 151-214, Taf. X—XVII. Separat.

Johnson, H. P. (1893): A contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morphology, Vol. VIII (1893), p. 467—562, Pl. XXIII—XXVI.

Joukowsky, D. (1898): Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Konjugation bei den Ciliaten. Verh. d. naturh.-mediz. Ver. zu Heidelberg. N. F. VI. Bd. (1898—1901), p. 17—42, 3 Textfiguren.

Klebs, G. (1893): Flagellatenstudien II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LV. Bd (1893), p. 353—445, Taf. XVII—XVIII.

Korff, K. v. (1899): Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LIV. Bd. (1899), p. 291—296, Taf. XVI.

Kunstler, J. (1882): Contribution à l'étude des flagellés. Bull. soc. zool. de France, VII. Année (1882), p. 1—112, 3 Tafeln.

Lang, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl., 2. Lieferung: Protozoa. Jena (G. Fischer) 1901.

Lendenfeld, v. (1896): Die Clavulina der Adria. Nova acta K. Leop. Akad. LXIX (1896).

— (1897): Der Tierstamm der Spongien. Der zoolog. Garten, 38. Jahrg. Frankfurt 1897.

Lenhossék, M. v. (1897): (Vorläufige Mitteilung zur Spermatogenese der Ratte.) Tübingen (privatim gedruckt) 1897.

— (1898a): Über Flimmerzellen. Verh. der anatom. Gesellsch. zu Kiel (1898), p. 106—128, 3 Textfiguren.

— (1898b): Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LI. Bd. (1898), p. 215—318, Taf. XII—XIV.

Marchand, F. (1894): Über das Vorkommen von Trichomonas im Harne eines Mannes, nebst Bemerkungen über Trichomonas vaginalis. Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenkunde, XV. Bd. (1894), p. 709—720, 1 Tafel.

Maupas, E. (1883): Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. de zoologie expér. et génér. II. Série, T. I (1883), p. 427—664, Taf. XIX—XXIV.

— (1885): Sur Coleps hirtus (Ehrenberg). Arch. de zoologie expér. et génér. II. Série, T. III (1885), p. 337—367, Pl. XVII.

Meisenheimer, J. (1899): Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LXV. Bd. (1899), p. 709—724, Taf. XXXIII.

Meves, F. (1897a): Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz., XIV. Bd. (1897), p. 1—6, 2 Textfiguren.

— (1897b): Über Struktur und Histiogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., L. Bd. (1897), p. 110—141, Taf. VII—VIII.

— (1897c): Zur Entstehung der Achsenfäden menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz., XIV. Bd. (1897), p. 168—170, 2 Textfiguren.

— (1899): Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LIV. Bd. (1899), p. 329—402, Taf. XIX—XXI.

Minchin, E. A. (1896): Note on the larva and the postlarval development of Leucosolenia variabilis H., with remarks on the development of other Asconidae. Proceed. Roy. Soc., Vol. LX (1896), p. 43—53, 7 Figuren.

Moore, J. E. S. (1896): On the structural changes in the reproductive cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of micr. science, XXXVIII. Bd. (1896), p. 275—313, Pl. XIII—XVI.

Nicolas (1891): Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Journ. intern. d'anat. et de physiol., T. VIII (1891).

Nusbaum, J. (1899): Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei Helix lutescens Ziegl. Anat. Anz., XVI. Bd. (1899), p. 171—180, 7 Textfig.

Nussbaum, M. (1877): Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Arch. f. mikr. Anat., XIV. Bd. (1877), p. 390—394, Taf. XXVII.

Peter, K. (1899): Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz., XV. Bd. (1899), p. 271—293, 4 Textfiguren.

Plenge, H. (1899): Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. Verh. d. naturh.-medizin. Ver. zu Heidelberg, N. F. VI. Bd. (1899), p. 217—276, Taf. IV.

Prenant, A. (1899): Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliographie anatamique, Tome VII (1899), p. 21—38.

— (1900): Notes cytologiques. V. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. 1° Cellules visuelles des Hirudinées. Cils intracellulaires. Arch. d'anat. microsc., T. III (1899—1900), p. 101—121, Pl. V.

Prowazek, S. (1897): Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXIII. Bd. (1897), p. 187—194, Taf. IX.

— (1899): Kleine Protozoenbeobachtungen. Zool. Anz., XXII. Bd. (1899), p. 339—345.

— (1901): Zellthätigkeit und Vitalfärbung (vorläufige Mitteilung). Zool. Anz., XXIV. Bd. (1901), p. 455—460.

Pütter, A. (1900): Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Phys. Abt.) 1900, Suppl.-Bd., p. 243—302.

Schewiakoff, W. (1889): Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibliotheca zooligica. Heft 5 (1889). Kassel (Th. Fischer).

Schuberg, A. (1886—87): Über den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen. Morphol. Jahrb., XII. Bd. (1887), p. 333—365, Taf. XIX—XX.

— (1891): Zur Kenntnis des Stentor coerulens. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat. u. Ontog.), IV. Bd. (1891), p. 197—238, Taf. XIV.

Shaw, W. R. (1898): Über die Blepharoblasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., XVI. Bd. (1898).

Sobotta, J. (1897): Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., L. Bd. (1897), p. 15—71, Taf. II—V.

Sterki, V. (1878): Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXXI. Bd. (1878), p. 29—58, Taf. IV.

Strasburger, E. (1900): Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histologische Beiträge, Heft VI. Jena (G. Fischer) 1900.

Studnička, F. K. (1899): Über Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wiss. (Math.-naturwiss. Klasse), Jahrg. 1899. No. XXXV, p. 1—22, 1 Tafel.

Suzuki, B. (1898): Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz., XV. Bd. (1898), p. 125—131, 6 Textfiguren.

Tönniges, C. (1898): Die feineren Bauverhältnisse von Opalina ranarum. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. in Marburg, Jahrg. 1898, p. 126—134. 1 Textfigur.

Verworn, M. (1891): Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., XLVIII. Bd. (1891), p. 149—180.

— (1901): Allgemeine Physiologie. III. Aufl. Jena (G. Fischer) 1901.

Vignon, P. (1900a): Différenciations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. Arch. de zool. expér. et génér., III. Série, T. VIII, p. III—XVIII, 7 Textfig.

— (1900b): Sur la signification des granulations basilaires des cils. Comptes rendus, Tome CXXXI (1900), p. 1232—1234.

Wallengren, H. (1901): Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., XV. Bd. (1901), p. 1—58, Taf. I, 28 Textfiguren.

Webber, H. J. (1896—97): Peculiar structures occuring in the Pollen tube of Zamia. Botanical Gazette, Vol. XXIII (1896—97).

— (1897—98a): The development of the Antherozoids of Zamia. Botanical Gazette, Vol. XXIV (1897—98).

— (1897—98b): Notes on the fecundation of Zamia, and the Pollen tube apparatus of Ginkgo. Ibidem.

Weltner, W. (1896): Über Spongilla. Blätter für Aquarien- und Terrarienfreunde, VII. Bd. (1896), p. 277—285.

Zeller, E. (1877): Untersuchungen über die Fortpflanzung und die Entwicklung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXIX. Bd. (1877), p. 352—379, Taf. XXIII—XXIV.

Zimmermann, K. W. (1894): (Demonstrationen über die Centralkörperchen in Epithelzellen. Vorläufige Mitteilung.) Verh. d. anat. Gesellsch. in Straßburg, 1894, p. 245.

— (1898): Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., LII. Bd. (1898), p. 552—706, Taf. XXVII—XXIX.

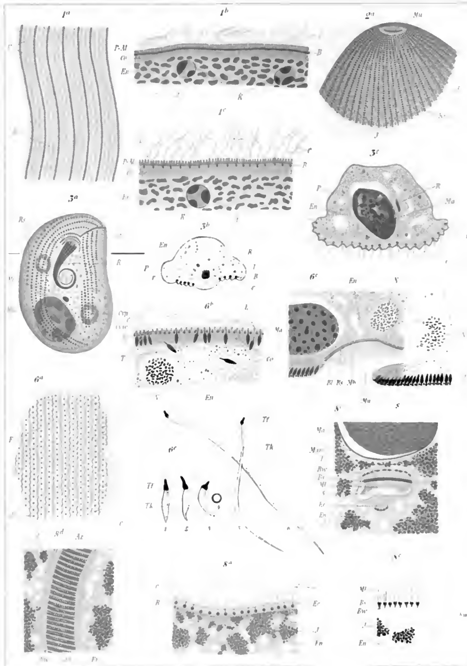
Figurenerklärung.

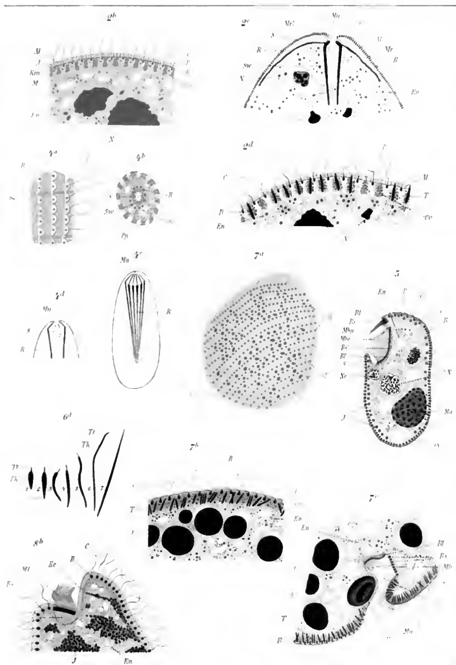
Die Vergrößerung der Abbildungen entspricht, wenn nicht anders angegeben, Zeiss Ocular 6, homog. Immers. $^1/_{12}$; sie sind mit Hilfe des Zeichenapparates hergestellt. Zur Färbung wurde fast durchweg Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot angewendet.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Al = Alveolarschicht	Ma = Makronucleus
Az = Adorale Zone	Mi = Mikronucleus
B = Basalkörperchen	Mb = Undulierende Membran
Bl = Basallamelle	Ml = Membranelle
Bs = Basalsaum	Mu = Cytostom
C = Cilie	N = Nahrungskörper
Co = Corticalplasma	P = Pellicula
Ec = Ektoplasma	R = Reusenstäbchen
En = Endoplasma	S = Cytopharynx
J = Inhaltskörper	Sw = Cytopharynxwand
M = Myonem	T = Trichocyste

l = links, r = rechts.




2b
2c
2d
4a
4b
4c
4d
5
6d
7a
7b
7c
8b
Mu
Sw
En
Ma
Tt
Th

9^a 9^b 9^c

10^a 10^c 11^a

10^b

12^a 12^e

12^b 12^d

12^c 13^c 13^d

9d

Ml Bs Bl Ec Sp En

9e

Ew Ph Mu Ec N

9f

1 2 3

11b

Mz Ml Bs Bl M B J Mr En Ef

13b

Psr Mba Ps Mbi V Mb Bs Bl J N Mla Bs' Co Ss Bs' Ma En P M Cok Mep

13a

Mb' Ps Bs V En P J Bl M W Cok Co Ks Ss Ms

13c

Mla Bs' M En J

14

G B Rh Kn K Ch Py 1 B

Tafel III.

Fig. 1 a—c. Opalina ranarum STEIN.

a) Flächenschnitt; F = Furchen der Oberfläche.

b) Schnitt parallel den Cilienreihen; P + Al = äußeres Ektoplasma, K = Kern, J = scheibenförmige Körperchen im Endoplasma.

c) Schnitt senkrecht zu den Cilienreihen; Bezeichnung wie bei a und b.

Fig. 2 a—c. Prorodon teres EHRBG.

a) Oberflächenschnitt am Cytostom; Km = Kanal des Myonems, J = scheibenförmige Inhaltskörperchen im Corticalplasma.

b) Querschnitt; Bezeichnung wie bei a.

c) Längsschnitt durch das Cytostom; Bezeichnung wie bei a, ferner Mr und Mr' = Myoneme des Reusenapparates. ZEISS 3, $^1/_{12}$.

d) Prorodon (species?). Querschnitt. ZEISS 8, $^1/_{12}$.

Fig. 3 a—b. Chilodon uncinatus EHRBG. (?)

a) Flächenschnitt der Bauchseite; R_5 = fünfte Cilienreihe des rechten Seitenrandes, Z = sog. Zone, Cvw = Wand der kontraktilen Vakuole, Cvp = Porus der kontraktilen Vakuole.

b) Querschnitt in der Richtung, die in a durch die beiden Striche markiert ist.

c) Chilodon cucullulus EHRBG. Querschnitt.

Fig. 4 a—d. Coleps hirtus O. F. M.

a) Flächenschnitt aus der äquatorialen Region des Körpers; Pp = Panzerplatten (nur im Umriß angegeben, da an den fixierten und gefärbten Präparaten von dem feineren Bau derselben nichts mehr zu erkennen war).

b) Querschnitt.

c) Reusenapparat, Totalansicht, mit dem Umriß des Körpers.

d) Längsschnitt durch den Cytopharynx.

Fig. 5. Glaucoma scintillans EHRBG.

Längsschnitt; Mbp = perorale Membran, Mbe = endorale Membran, Cv = kontraktile Vakuole, Ne = in Entstehung begriffene Nahrungsvakuole.

Fig. 6 a—d. Paramaecium caudatum EHRBG.

a) Oberflächenschnitt; F = Feldchen.

b) Querschnitt; L = Leistchen, welche die Feldchen umgrenzen.

c) Längsschnitt; Ne = in Entstehung begriffene Nahrungsvakuole.

d) Trichocysten; Tk = Körper der Trichocyste, Tf = haarförmiger Fortsatz; 1—7 verschiedene Stadien der Ausschnellung.

e) Frontonia leucas EHRBG. Trichocysten; Bezeichnung wie bei d, ferner 1—3 unausgeschnellte Trichocysten, 4 Querschnitt durch den Körper einer solchen, 5—6 ausgeschnellte Trichocysten (ZEISS 3, $^1/_{12}$).

Fig. 7 a—c. Ophryoglena CLAP. u. L.

a) Flächenschnitt.

b) Querschnitt; J = Inhaltskörper im Endoplasma.

c) Querschnitt in der Gegend des Cytostoms; U = Uhrglasförmiger Körper.

Fig. 8 a–e. Nyctotherus cordiformis Ehrbg.

a) Querschnitt; J = Körnchenhaufen im Endoplasma.

b) Schnitt senkrecht zur Bauchkante; Bw = Basalwulst.

c) Querschnitt durch den Cytopharynx, Mam = Membran des Makronucleus, F = Fasern am Basalwulst.

d) Schnitt parallel der Dorsalwand des Cytopharynx.

e) Längsschnitt durch die adorale Zone.

Tafel IV.

Fig. 9 a—f. Bursaria truncatella O. F. M.

a) Querschnitt durch die Körperoberfläche.

b) Querschnitt durch das Septum.

c) Querschnitt durch die adorale Zone; Qs = Querstreifen des Peristoms.

d) Längsschnitt durch die adorale Zone.

e) Querschnitt durch die Mundspalte; Ph = Peristomeinsenkung, Sp = Stomatoplasma.

f) Trichocystenartige Gebilde nach Färbung mit Neutralrot; 1. im normalen Zustande, 2. beim Zerfließen, 3. nach dem Zerfließen des Tieres.

Fig. 10 a—c. Stentor niger Ehrbg.

a) Flächenschnitt in der Gegend der adoralen Zone; St = Stirnfeld, Rc = Randcilienreihe.

b) Längsschnitt, der Fig. 10a entsprechend; Z = Zoochlorellen, Ef = Endfädchen, Bf = Basalfibrille.

c) Längsschnitt durch die adorale Zone; Bezeichnung wie bei b.

Fig. 11 a—b. Spirostomum ambiguum Ehrbg.

a) Flächenschnitt in der Gegend der adoralen Zone; Mz = Myonem der adoralen Zone, J = Inhaltskörper im Corticalplasma.

b) Querschnitt durch die adorale Zone, entsprechend der Fig. 11 a; Mr = Ringfasern im Corticalplasma, Ef = Endfädchen.

Fig. 12 a—d. Stylonychia histrio O. F. M.

a) Oberflächenschnitt in der Gegend des Peristomfeldes; Mbp = präorale Membran, Sc = Stirncirren, Bf = Basalfaser, J = Inhaltskörper im Endoplasma.

b) Querschnitt durch die adorale Zone.

c) Schiefer Querschnitt in der Stirngegend. Bezeichnung wie bei a, ferner Rb = Rückenborste.

d) Oberflächenschnitt am linken Rande der Bauchseite; Rc = Randcirre, Bf = Basalfaser.

e) Stylonychia mytilus O. F. M., lebend. Linker Rand der Bauchseite; Bezeichnung wie bei d.

Fig. 13 a—e. Carchesium polypinum Ehrbg.

a) Längsschnitt (im physiologischen Sinne) durch ein festsitzendes Tier; V = Vestibulum quergetroffen, Ps = Peristomsaum, W = hinterer Wimperring, Cok = kegelförmige Corticalplasmaanhäufung, Ms = Stielmuskel, Ks = Körnchenstreifen, Ss = Stielscheide, J = Körnchen im Endoplasma.

b) Längsschnitt durch ein freischwimmendes Tier; V = Vestibulum längs getroffen, Psr = verdickter Rand des Peristomsaumes, Mbä = äußere (zonale) Membran, Mbi = innere (parorale) Membran, Mla = Membranula, Msp = pfropfartiger Rest des Stielmuskels.

c) Querschnitt; V = Vestibulum von oben her angeschnitten.

d) Oberflächenschnitt in der Region des hinteren Wimperkranzes.

e) Querschnitt in der Region des hinteren Wimperkranzes.

Fig. 14. Chlamydomonas pulvisculus Ehrbg.

G = Geißel, Rh = Rhizoplaste, Kn = knötchenförmige Verdickung des Rhizoplasten am Kerne, K = Kern, Ch = Chloroplast, Py = Pyrenoid.

Sur Quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes.

(Note préliminaire.)

Par **Louis Léger**,
Professeur de Zoologie à l'Université de Grenoble.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Je me propose, dans la présente note, de signaler les principaux caractères morphologiques de plusieurs formes de Cercomonadines endoparasites des Insectes que j'étudierai ultérieurement en détail dans un mémoire d'ensemble sur ce groupe aussi intéressant que peu connu de Flagellés.

Le type des Cercomonadines que je signale ici est représenté par le genre Herpetomonas dans lequel doivent rentrer Leptomonas bütschlii S. Kent, et L. muscae domesticae Burnett, le nom générique Leptomonas devant disparaître; Doflein (1901), moi-même (1902) et Senn (1902) sommes d'accord sur ce point.

J'ai fait connaitre (1902) la structure de l'Herpetomonas jaculum Léger de la Nèpe cendrée ainsi que le curieux polymorphisme qu'il présente, se montrant, tantôt sous la forme libre ou monadienne, tantôt sous la forme fixée ou grégarinienne. Entre ces deux formes, se voient aussi des individus à fouet raccourci mais encore très mobile qui sont tantôt fixés, tantôt libres et qu'on peut désigner sous le nom de formes fixables.

J'ai retrouvé ce polymorphisme chez plusieurs autres espèces d'Herpetomonas ainsi que chez les Crithidia, mais tous les animaux infestés ne montrent pas toujours ces trois formes réunies. Il arrive parfois qu'on ne trouve que la forme monadienne par exemple, et

je pense que dans ce cas l'infection est au début, la forme monadienne étant destinée par la rapidité de ses mouvements et l'activité de sa multiplication à faire pulluler les parasites dans les différentes parties du tube digestif de l'hôte.

Les genres Herpetomonas et Crithidia que j'ai plus spécialement en vue dans cette note, présentent entre eux les plus grandes affinités et, sous la forme fixable, ils sont, pour ainsi dire, identiques bien que les Herpetomonas que j'ai étudiés jusqu'ici soient toujours de taille plus grande que les Crithidia. C'est surtout sous la forme monadienne adulte et sous la forme fixée adulte, c'est-à-dire de grande taille, que les caractères distinctifs de ces deux genres se manifestent.

Chez Herpetomonas, les formes monadiennes adultes ont un corps en longue baguette aplatie, renflé ou non à la partie antérieure qui porte le fouet, et les formes fixées également très allongées et aplaties sont plus ou moins déprimées en ventouse à la partie antérieure.

Chez Crithidia, les formes monadiennes adultes sont tantôt courtes et trapues, en forme de grain d'orge, tantôt plus ou moins longuement acuminées, en forme de larme, et portant un fouet court. Les formes fixées sont également courtes, ovoïdes ou piriformes, à extrémité antérieure dilatée en une ventouse plus ou moins large.

Ainsi que je l'ai montré, il existe toujours chez les Herpetomonas et les Crithidia un corpuscule basilaire à la racine du fouet.

Herpetomonas muscae domesticae Burnett.

On sait que l'Herpetomonas muscae domesticae a été signalé depuis longtemps par Burnett dans la Mouche domestique; je l'ai retrouvé dans cette dernière ainsi que chez d'autres espèces fréquentant les lieux habités. Ce sont: Homalomyia scalaris, F., Pollenia rudis, F. et Theicomyza fusca Macq.[1]) Dans ces différents hôtes, le parasite ne montre pas des caractéres morphologiques sensiblement différents sauf quelques faibles variations de taille. J'ai pu ainsi étudier l'organisation de cette espèce encore à peu prés inconnne.

Les formes monadiennes (fig. 4) sont de beaucoup celles que l'on rencontre le plus fréquemment. Leur forme est connue: c'est celle d'une baguette aplatie, parfois tordue, atteignant 35 μ de long et portant un fouet un peu plus long que le corps, élargi à la base, et montrant souvent une double racine.

[1]) Je suis heureux d'avoir ici l'occasion d'exprimer tous mes remerciments à M. le Dr Villeneuve de Rambouillet, à la haute compétence duquel j'ai eu recours pour la détermination de mes Diptères.

On voit qu'elles rappellent Herpetomonas jaculum par leur forme. Le noyau, situé vers le milieu du corps est trés difficile à mettre en évidence, sauf dans les individus en voie de division, où il est très apparent. C'est un noyau sphérique, grand, avec des corps chromatiques granuleux à son intérieur. Entre le noyau et l'extrémité antérieure se voit, dans le cytoplasma, très prés de la surface et parfois faisant saillie au-dehors, le corpuscule basilaire du fouet, très gros, sous la forme d'un corps étiré transversalement, très vivement colorable et au-dessous duquel de trouve une zone claire.

La partie antérieure du corps est légèrement retrécie et le cytoplasma s'effile en accompagnant le fouet à sa partie basilaire. A l'intérieur du corps, le fouet se prolonge dans le cytoplasma par un filament difficilement colorable qui vient se terminer à une très faible distance au-dessus du corpuscule basilaire; là il est en relation avec un petit grain géminé qui se colore faiblement et qui est entouré d'une petite aréole claire (fig. 4). Ce grain présente des caractères morphologiques et chromatiques tout à fait comparables à ceux du centrosome des spermatides des Grégarines. En raison de ces caractères, ne serait-il pas plutôt assimitable à un centrosome que le corpuscule basilaire lui-même? Il serait prématuré de se prononcer avant d'avoir étudié son rôle au moment de la division du noyau.

La présence de cet élément qui, croyons-nous, est constant (nous l'avons retrouvé chez les autres Herpetomonas), et le fait que, chez certains individus à noyau visible et sur le point de se diviser, on voit la racine ciliaire se prolonger dans le cytoplasma, jusqu'au voisinage du noyau où elle se termine à un petit grain coloré, viennent à l'appui de cette hypothése.

A la base du fouet se voient une vacuole contractile et la bouche en relation avec un canal spiral qui parcourt la longueur du corps pour aboutir à des vacuoles terminales. J'ai signalé un semblable organe digestif chez Herpetomonas jaculum.

Les formes monadiennes de l'Herpetomonas muscae domesticae se multiplient activement et à toute taille par division longitudinale en présentant les particularités que j'ai signalées à propos de l'Herpetomonas de la Népe.

Les formes fixables ont un fouet beaucoup plus court de telle sorte que leur corps paraît simplement se terminer en une pointe aigüe constituée par le fouet. Jusqu'à présent je n'ai pas observé les formes fixées de cette espéce.

Herpetomonas gracilis n. sp.

L'Herpetomonas gracilis (fig. 1) vit en parasite, non plus dans l'intestin, mais dans les tubes de Malpighi d'une larve de Diptère appartenant au genre Tanypus sp.?

Dans les tubes infestés, les parasites forment par places de véritables colonies stelliformes qui entrainent la dilatation du canal et produisent une certaine altération des parois.

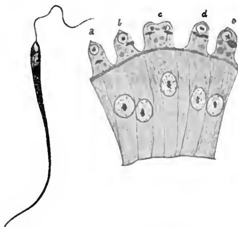


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Herpetomonas gracilis Léger des larves de Tanype.

Fig. 2. Coupe transversale de l'intestin d'une larve de Chironome infestée par Crithidia campanulata Léger.

Sur le vivant, tous les flagellums des parasites, constamment en ondulation dans la lumière du tube, donuent en certains points l'illusion d'un revêtement vibratile.

La forme générale du corps est nettement différente de celles des autres Herpetomonas étndiés jusqu'ici.

Les formes monadiennes sont très allongées, souvent renflées en massue à la partie antérieure; puis le corps s'effile assez brnsquement jusqn'à l'extrémité postérieure en une longue pointe hyaline (fig. 1). Dans le cytoplasma, se voient, au-dessons dn noyau de nombreux granis chromatoïdes régulièrement sphériques qui se prolongent assez loin vers l'extrémité postérienre. Il existe une vacuole pulsatile à la partie antérienre et le corpuscule basilaire est bien visible sous

la forme d'un petit grain étiré transversalement. Le noyau est situé dans la partie médiane renflée dn corps.

Ces formes monadiennes qui atteignent jusqu'à 40 μ de longueur avec un fouet de 15 μ seulement environ se reproduisent par division longitudinale suivant le mode décrit.

A côté d'elles, se voient des formes beancoup plus petites, de 8 μ à peine et dont le corps est en forme de fuseau tronqué à une extrémité qui est l'extrémité antérieure car elle porte excentriquement un court flagellum. Ces petits individus qni représentent peut-être la forme fixable de l'Herpetomonas gracilis montrent également des grains chromatoïdes accumulés à leur extrémité postérieure.

Je n'ai pas jusqu'ici réussi à voir de formes grégariniennes dans cette espèce.

Herpetomonas Lesnei[1]) n. sp.

L'Herpetomonas Lesnei est une espèce très remarquable, qui présente sous les formes courtes, fixables ou fixées, les caractères morphologiques de Crithidia, et constitue ainsi, un type intermédiaire entre ces deux genres. On la trouve, parfois en grand nombre, dans l'intestin moyen, au voisinage du point d'abouchement des tubes de Malpighi, de Dasyphora pratorum Meig.

Les formes monadiennes rapellent tout à fait celles de l'H. muscae domesticae mais je ne les ai observées que rarement. Par contre, les formes fixées étaient extrêmement nombreuses; elles présentent une remarquable diversité: on en trouve de tontes les tailles. Les plus petites, de 8 μ de long à peine, sont piriformes, la partie renflée étant la partie postérieure dans laquelle se trouve le noyau, tandis que l'extrémité antérieure, d'abord retrécie, se dilate subitement en ventouse au fond de laquelle vient se terminer la racine du fouet. Quelques formes sont régulièrement ovoïdes et souvent leur extrémité antérienre s'effile en pointe au lieu de se dilater en ventouse. Les formes plus grandes sont très allongées: elles peuvent atteindre jusqu'à 40 μ de long sur 1 μ 5 de large. Cette taille n'a été jnsqu'ici observée chez aucnne autre forme grégarinienne d'Herpetomonas. Leur extrémité antérieure est déprimée en ventouse. Ces formes fixées se trouvent souvent, dans les préparations, réunies en rosettes, par lenr extrémité antérieure. A toutes les tailles, ces formes peuvent se reproduire par division longitudinale.

[1]) Cette espèce est dédiée à mon ami P. Lesne, assistant d'Entomologie au Muséum, qui a bieu voulu me signaler la présence des Herpetomonas dans les Theicomyza et m'a envoyé à plusieurs reprises des animaux infestés.

Enfin, les formes fixables se terminent antérieurement en une pointe effilée dont le fouet occupe l'axe et qu'une mince bordure protoplasmique longe en s'atténuant jusqu'à son extrémité, caractère que nous retrouverons chez les Crithidia.

Genre Crithidia Léger.

Le genre Crithidia, qui, comme nous l'avons vu, se distingue du genre Herpetomonas par ses formes libres courtes, piriformes ou en grain d'orge aplati et ses formes fixables en poire effilée, comprend trois espèces dont l'une a déjà été signalée et décrite par moi dans le tube digestif de l'Anopheles maculipennis (1902). Je signalerai ici les deux autres espèces: 1° Crithidia minuta, parasite du Tabanus tergestinus Egg. 2° Crithidia campanulata parasite des larves de Chironomus plumosus L.

Crithidia minuta n. sp.

Ce parasite (fig. 3) se rencontre le plus souvent en quantité innombrable dans le tube digestif de Tabanus tergestinus Egg. au niveau du point d'abouchement des tubes de Malpighi et dans la première portion de l'intestin postérieur.

La plupart des parasites sont, ou bien fixés côte à côte à l'épithélium ou détachés et flottant par myriades dans le liquide intestinal. On distingue des formes extrêment petites, trapues et des formes effilées, beaucoup plus grandes (fig. 3b).



Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. Différentes formes de Crithidia minuta Léger parasite de l'intestin de Tabanns tergestinns Egg.

Fig. 4. Herpetomonas mnscae domesticae Burnett de l'intestin de Musca domestica L. gross. × 1800 d.

Les formes petites de 3 à 4 μ de long sont tantôt en grain d'orge aplati, à extrémité antérieure tantôt acuminée tantôt déprimée en une petite ventouse. Quelques-unes sont cylindriques, arrondies postérieurement; d'autres, plus allongées se retrécissent en une sorte de col au-dessous de la ventouse (fig. 3a et a'). Le noyau est situé dans la partie renflée du corps et montre un contour circulaire chromatique sur lequel on distingue un petit grain plus fortement coloré et un karyosome

central. A côté de lui, tantôt au-dessus tantôt latéralement se voit le çorpuscule basilaire au-dessus duquel naît le fouet qui vient se terminer au fond de la ventouse ou à l'extrémité de la pointe lorsque le corps est piriforme. Malgré leur extrême petitesse, ces formes fixées montrent dans leur cytoplasma un canal clair, légèrement ondulé qui aboutit à une région vacuolaire postérieure.

On peut regarder comme formes monadiennes des individus piriformes dont la partie antérieure effilée se termine par un fouet à mouvements vifs et présentant d'ailleurs la même structure que les précédentes.

Ces formes mobiles conduisent insensiblement aux formes allongées, effilées en une longue pointe à leur partie antérieure, arrondies ou brusqnement acuminées à leur partie postérieure et de taille beaucoup plus grande qne les précédentes. Leur longeur moyenne est de 16 μ dont les 5 μ antérieurs sont occupés par la pointe filiforme (fig. 3b). Cette pointe est constituée par le cytoplasma du corps bordant la racine du fouet dont la partie libre est ainsi relativement courte. Ces grandes formes effilées sont souvent rénnies en rosettes par leur partie antérieure et ces amas radiés peuvent se distinguer facilement à la loupe par transparence dans l'intestin des individus fortement infestés.

Le noyau, le corpuscule basilaire et le cytoplasma présentent les mêmes caractères que dans les autres formes.

Malgré le nombre prodigieux de ces parasites je n'ai observé que très rarement les stades de division, sans doute parce que mes observations ont été faites vers la fin de l'évolution parasitaire.

Crithidia campanulata n. sp.

Crithidia campanulata est un parasite extrêmement rare et dont la nature aurait été fort difficile à déterminer sans la connaissance préalable du polymorphisme dans les espéces que je viens de faire connaître.

Je ne l'ai en effet rencontré jusqu' ici qne sous la forme fixée, dans l'intestin des larves de Chironomus plumosus L. Le parasite était exclusivement localisé dans la région où débouchent les tubes de Malpighi; plus haut ou plus bas il n'y en avait plus traces; mais, dans la zône infestée, ils étaient si nombreux qu'ils constituaient par leur ensemble comme un deuxième épithélium pathologique au-dessus du premier.

Au stade fixé, les parasites adultes ont la forme d'une cloche renversée appliquée sur le plateau des cellules épithéliales par son

ouverture. La surface d'application présente en un point de son pourtour un prolongement qui s'insinue dans l'épithélium où il est bientôt impossible de le suivre. C'est ce prolongement qui correspond à la partie antérieure de l'animal, c'est-à-dire à celle qui porte le fouet chez les autres espèces de Crithidia. En effet, je montrerai tout à l'heure qu'il existe un filament axile (= racine du fouet) coloré, qui, partant du corpuscule basilaire se rend dans ce prolongement (fig. 2 a et b). Le sommet de la cloche, assez brusquement atténué en une petite pointe conique, correspond donc à la partie postérieure de l'animal et il est tourné vers la lumière intestinale de l'hôte. La hauteur de ces parasites est de 5 à 6 μ et la largeur de 3 μ 5 à 4 μ.

Des formes plus jeunes sont simplement lancéolées, effilées à leur extrémité antérieure par laquelle elles se piquent à l'épithélium, et renflées à l'extrémité opposée. Il s'agit sans doute là, de formes fixables qui, comme on le voit, rappellent beaucoup certains stades de Crithidia minuta.

Le corps du parasite est limité par une mince cuticule. L'endoplasme présente quelques vacuoles et de gros grains réfringents, sphériques qui se colorent un peu plus vivement que le reste du cytoplasma.

Le noyau est situé au pôle postérieur, c'est-à-dire au sommet de la cloche. Son contour est circulaire, montrant une paroi très nette, et un suc nucléaire clair dans lequel la chromatine se voit sous la forme d'un ou plusieurs petits corps irréguliers et vivement colorés.

Le corpuscule basilaire présente des particularités remarquables. Ce n'est plus un grain étiré ou aplati comme chez les autres Flagellés, mais un véritable disque, situé transversalement par rapport à la paroi latérale du corps et dont le diamètre est à peu près egal à celui du noyau. Il est situé tantôt à égale distance entre le noyau et la face antérieure, c'est-à-dire la face de fixation (fig. 2. a), tantôt plus rapproché du noyau (fig. 2, b, e), toujours placé dans le voisinage de l'ectoplasme qu'il soulève parfois légèrement (fig. 2, b). Vu de profil, il apparaît comme un trait épais légèrement incurvé et fortement coloré (fig. 2, a, b). Vu de face ou de $^3/_4$ c'est un cercle ou une ellipse dont la coloration est naturellement moins vive que dans le cas précédent puisque l'élément est vu sous une plus faible épaisseur. Lorsqu'il est vu de face, on remarque que les bords se colorent un peu plus fortement que la surface. En outre, en deux points opposés d'un même diamètre se voient, sur son bord, un petit grain plus fortement coloré (fig. 2, e). Nous pensons que ces deux petits grains représentent le petit corps géminé (Centrosome?)

duquel émane la racine ciliaire chez les Herpetomonas ansi que nous l'avons déjà décrit plus haut.

Du corpuscule basilaire émane ce qui reste du flagellum, c'est-à-dire la portion intracytoplasmique. On peut la suivre jusqu'à la surface de fixation où elle présente souvent un point plus coloré (fig. 2a et d).

La reproduction s'effectue par division longitudinale sans que les parasites quittent l'épithélium. Les individus sur le point de se diviser sont devenus presque aussi larges que longs. Le corpuscule ou disque basilaire se rapproche du noyau et se divise bientôt en deux disques nouveaux qui s'infléchissent légèrement en sens opposé (fig. 2d). En même temps, le filament se dédouble et l'animal présente bientôt deux systèmes de disques et de filaments contigus qui s'écartent bientôt l'un de l'autre. Dans le noyau qui a pris une forme ovoïde de plus en plus étirée, les corps chromatiques se divisent en deux groupes qui vont en s'écartant en suivant les disques basilaires. Les deux groupes de corps chromatiques apparaissent alors reliés par des filaments colorés (fig. 2c). Puis le noyau prend une forme de bissac et bientôt se divise en deux en même temps qu'un étranglement apparaît au sommet du corps du parasite formant ainsi un sillon qui, en s'approfondissant de plus en plus, sépare les deux cellules filles, munies chacune d'un noyau, d'un disque basilaire et d'un filament.

Sans vouloir m'étendre ici sur des considérations qui trouveront place dans un travail plus détaillé, je ferai remarquer simplement, qu'au point de vue systématique, les Herpetomonas et les Crithidia constituent un groupe très homogène tant par leur organisation que par leur habitat et leur mode de vie et qu'ils montrent une série de formes intermédiaires entre les Flagellés libres tels que les Astasines (notamment Astasiopsis Bütschli) déjà si voisines des Herpetomonas par leurs caractères morphologiques, et les formes plus étroitement parasites comme les Trypanosomides.

D'autre part, les Crithidia, comme je l'ai déjà montré, présentent de nombreux traits de ressemblance, au point de vue morphologique et structural, avec les Trypanosomes. L'existence de ces parasites dans l'intestin des Diptères piqueurs tels que les Moustiques et les Taons doit nous engager à rechercher s'il n'existe pas entre ces deux formes des relations encore plus étroites.

Grenoble 1er Août 1902.

Index bibliographique.

Doflein, F. (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena.

Léger, L. (1902): Sur la systématique des Cercomonadines fasciculées sans membrane ondulante. C. R. Ac. d. Sc. Paris. 17 Mars 1902.

—: Sur la structure et le mode de multiplication des Flagellés du genre Herpetomonas. C. R. Ac. de Sc. Paris. 7 Avril 1902.

—: Sur un flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis. C. R. de Soc. de Biologie. 22 Mars 1902.

Senn, G.: Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten. Archiv für Protistenkunde. 1. Bd. 2. Heft. Jena.

Sur la Systématique des Coccidies des Céphalopodes.

Par le Dr **Marcel Jacquemet.**
Méd. des Hop.

Les recherches de SIEDLECKI (1898) sur la Coccidie de la Seiche, et, d'autre part, celles de LAVERAN (1898) sur la Coccidie de l'Helix, ont établi que ces deux parasites qui, comme on le sait, étaient réunis jusque là dans les systématiques de LABBÉ (1896) et de LÉGER (1898) sous le nom générique de Klossia présentent au point de vue évolutif des différences très accusées. Comme l'ont fait remarquer avec juste raison SIEDLECKI (1898) et SCHAUDINN (1900), il devenait donc nécessaire de distinguer génériquement ces deux parasites, en maintenant le genre Klossia SCHN. pour la coccidie de l'Helix, et en rétablissant pour celle de la Seiche le nom générique de Benedenia tout d'abord donné par SCHNEIDER en 1895 à la Coccidie du Poulpe.

Reprenant cette manière de voir parfaitement justifiée, le professeur R. BLANCHARD (1900) a fait toutefois observer que „Benedenia" a déjà été appliqué à un genre créé par DIESING en 1858, et que, par conséquent, il ne peut être utilisé à nouveau. C'est pourquoi il „propose le nom de Légeria, en l'honneur du professeur LÉGER, de l'Université de Grenoble, pour les Coccidies jusqu'à présent rangées dans le genre Benedenia".

Or, nous devons faire remarquer que le nom générique de Légeria, adopté depuis par DOFLEIN (1901) ne peut également plus être employé. En effet, il a déjà été utilisé par LABBÉ (1899) pour désigner une Grégarine polycystidée parasite du tube digestif des larves de Colymbetes, connue autrefois sous le nom générique de Dufouria.[1]

[1] LABBÉ (1899) indique, comme justification de ce changement, que le nom de Dufouria a été précédemment occupé par ROBINEAU-DESVOIDY pour un Diptère, dans: Essai sur les Myodaires 1830 p. 257.

Etant ainsi dans la nécessité de donner un nonveau nom de genre à la Coccidie des Céphalopodes, nous ne pouvons mieux faire que de nous associer à l'hommage que R. Blanchard a voulu rendre au Professeur de Zoologie de notre Université: aussi, proposerons-nous pour ce genre le nom de Légerina. On aura ainsi, chez les Mollusques, deux genres de Coccidies complétement connues[1]): le genre Klossia (qu'on observe chez les Gastéropodes) dont la reproduction sexnée s'effectue comme chez Adelea Schn., et le genre Légerina, (jnsqu'ici rencontré seulement chez les Céphalopodes) dont la reproduction sexuée rappelle le type Coccidium Leuck.

Ce point établi, il nous reste à rechercher maintenant si les Coccidies qu'on a signalées jusqu'ici dans les différents Céphalopodes (et qne nons venons de réunir dans le genre Légerina) n'offrent pas entre elles des différences spécifiques justifiant une distinction dans la systématique.

On sait que, en 1875, A. Schneider constatait, chez Octopus vulgaris de Roscoff, une Psorospermie avec kystes à sporocystes nombrenx renfermant chacun de 8 à 15 sporozoïtes, et lui donnait le nom de Benedenia. Or, en 1883, le même auteur décrivait, sans la différencier spécifiquement de la précédente, nne Coccidie de Sepia officinalis, caractérisée par des sporocystes contenant seulement 3, rarement 4 sporozoïtes. Et, devant cette différence dans le nombre des sporozoïtes, il se demandait: „La psorospermie du Ponlpe diffère-t-elle spécifiquement de celle de la Seiche?“

Mingazzini (1892), à la suite de recherches entreprises sur ce sujet, prétend avoir rencontré la même espèce de Coccidie, chez Sepia comme chez Octopns: c'est celle dont les sporocystes contiennent 3 à 4 sporozoites.

An contraire, Labbé (1899) sépare nettement, au point de vue spécifique, ces deux Coccidies, en se basant sur le nombre des sporozoïtes.

Enfin, on lit dans le travail de Siedlecki (1898): „Schneider s'est-il réellement trompé? La chose est fort possible; sa Coccidie avec 15 sporozoïtes par sporocyste ne paraît pas avoir été retrouvée.... Ces considérations nous ont engagé à ne pas nous montrer plus rigoriste qne Schneider lui-même dans les distinctions spécifiqnes, et à appeler comme lui Klossia octopiana la Coccidie de la

[1]) Le curieux genre Minchinia, des Chitons, et le Hyaloklossia signalé par Léger dans les Lamellibranches n'ont pas encore, en effet, été étudiés au point de vue de leur évolution sexnée.

Seiche. Mais il est bien entendu que si l'avenir prouve la parfaite exactitude de ses observations de 1875, le nom de Klossia Eberthi, proposé par Labbé pour la Klossia de la Seiche, devra être adopté.“

Pour éclaircir cette qnestion, nous avons étudié comparativement l'évolution de la Coccidie parasite de Sepia officinalis, et celle de la Coccidie parasite d'Octopus vulgaris. N'ayant malheureusement pas rencontré de parasites dans les exemplaires d'Eledone moschata Lin. que nous avons examinés nous ne pouvons pas faire intervenir cette espèce dans la discussion. Rappelons seulement ici que Labbé (1899) signale dans Eledone moschata la présence d'une coccidie semblable à celle du Poulpe.

Nos recherches ont porté sur des Octopus et des Sepia recueillis côte à côte dans la même localité: Baie de Cavalière, sur le littoral français de la Méditerranée (Département du Var). Nos observations en ce qui concerne le parasite de Sepia sont d'accord avec celles de Siedlecki; nous n'insisterons pas sur ce point. Nous avons suivi également, en ce qui concerne son évolution à l'intérieur de l'hôte, la Coccidie parasite d'Octopus, et nous pouvons dire que cette évolution s'effectue, dans ses grandes lignes, d'une façon identique à celle du parasite de la Seiche. Nous n'avons donc pas, en ce qui a trait au cycle évolutif, à faire intervenir, pour la distinction spécifique, de différence sensible entre ces deux formes.

Mais on sait qu'aujourd'hui les classifications les plus usitées des Coccidies sont basées plus spécialement sur le nombre des sporocystes et des sporozoïtes contenus dans l'ookyste. Il importait donc d'envisager la question à ce point de vue particulier.

A cet effet, nous avons examiné, parallèlement, un très-grand nombre d'ookystes mûrs, de la Coccidie du Poulpe ainsi que de celle de la Seiche. Nos observations nous ont toujours montré qu'il existe une différence constante entre ces deux formes, laquelle intéresse la taille des sporocystes, et surtout le nombre des sporozoïtes contenus dans chaque sporocyste. Comme nous l'avons montré dans notre court aperçu bibliographique, ces différences avaient déjà été notées par Schneider, et c'est le doute dans lequel se trouvaient les auteurs plus récents qui nous a engagé à entreprendre ces vérifications.

Nous dirons de suite que nos observations confirment l'opinion de Schneider et appuient la distinction spécifique établie par Labbé.

Chez Octopus vulgaris, nous avons constamment trouvé des ookystes à macrospores et des ookystes à microspores. Ils sont sphériques; leur taille, variable, atteint parfois 1 millimètre. Les macrosporocystes présentent un diamètre moyen de 20 μ, et con-

tiennent chacun de 10 à 12 sporozoïtes, (rarement plus) étroitement pressés les nns contre les autres, et mesnrant chacun nne longueur moyenne de 25 à 30 μ, avec une largeur de 1 μ, 5. Les microsporocystes mesurent en moyenne 10 μ. (Entre ces deux tailles de 20 et 10 μ, on peut rencontrer des sporocystes de dimensions intermédiaires.) De même, la taille des sporozoïtes des microsporocystes, est manifestement plus petite que dans les macrosporocystes; quant à leur nombre, il ne paraît pas dépasser 6. Ces sporozoïtes ne seraient-ils point destinés à donner naissance à des formes mâles? Une telle hypothèse, qu'il est permis d'envisager, ne parait cependant point complètement satisfaisante, surtout si l'on remarque qu'il existe des sporocystes de taille intermédiaire.

Chez Sepia officinalis, les ookystes, sphériques comme dans Octopus, atteignent également de grandes dimensions (près d'un millimètre). Les uns renferment des macro-, les autres des microsporocystes; le plus souvent, les kystes à macrosporocystes dominent notablement. La taille des plus grands sporocystes est en moyenne de 12 μ, celle des plus petits de 6 μ environ; mais, quelle que soit leur taille, tous ces sporocystes ne nous ont montré que 3 (rarement 4) sporozoïtes.

En présence de ces différences qne nous avons toujours tronvées constantes, (et sur lesquelles nous insistons d'autant plus volontiers qne nous les avons observées chez des Octopus et des Sepia vivant côte à côte, et où, par conséquent, un parasite nnique avait les plus grandes chances de se répandre) nons nous croyons autorisé à admettre définitivement la distinction spécifique de ces deux formes. Nons maintiendrons donc les deux espèces établies par Labbé, et distinguerons dans le genre Légerina, nouvellement créé: 1° Légerina Eberthi Labbé pour la Coccidie de la Seiche, caractérisée par des sporocystes sphériques, 3-zoïques; et 2° Légerina octopiana Schneider, pour celle du Poulpe, caractérisée par des sporocystes sphériques 10—12 zoïques.

On peut donc résnmer ainsi les caractères des Coccidies jusqu'ici décrites dans les Céphalopodes:

Genre **Légerina** nov. gen.

Coccidies à ookystes sphériques, polyzoïqnes, avec sporocystes nombreux mûrissant dans le tissu sous-muqneux de l'hôte. Pas de schizogonie. Reproduction sexuée dn type Coccidium. 2 espèces.

1° L. octopiana (Schneider) ookystes renfermant les uns des macrosporocystes, les antres des microsporocystes. Parfois sporocystes

de taille intermédiaire. Dans chaque sporocyste, 10 à 12 sporozoïtes, offrant 25 à 30 μ de longueur sur 1 μ 5 de largeur, étroitement pressés les uns contre les autres.

Habitat: intestin d'Octopus vulgaris Lm. et, d'après Labbé, de Eledone moschata Lm.

2° L. Eberthi (Labbé) ookystes renfermant les uns des macrosporocystes, les autres des microsporocystes. Parfois sporocystes de taille intermédiaire. Dans chaque sporocyste, 3 (rarement 4) sporozoïtes, offrant 15 μ de longueur sur 1 μ 5 de largeur.

Habitat: estomac, intestin de Sepia officinalis L.

Index Bibliographique.

Blanchard, R. (1900): Les Coccidies et leur rôle pathogène. In: Causeries scientifiques de la Société Zoologique de France.

Doflein (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena, G. Fischer.

Eberth (1862): Über die Psorospermienschläuche der Cephalopoden. In: Zeitschr. für wiss. Zool., p. 397–401.

Labbé, A. (1896): Recherches sur les Coccidies. In: Arch. Zool. Expér. 3e série, t. IV, p. 535.

Derselbe (1899): Sporozoa. In: Das Tierreich. Berlin, Friedländer.

Laveran (1898): Sur l'Evolution de la Klossia Helicina. In: C. R. Soc. Biologie, 26 novembre.

Léger, L. (1898): Bulletin du Muséum de Marseille. T. I, fasc. 1.

Lieberkühn (1855): Monocystis. In: Mem. cour. Ac. Belgique v. 26 p. 9 t. 8.

Mingazzini (1892): Atti Acc. Lincei Rend. Serie 5, v. 1, p. 218—222.

Schaudinn (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XIII p. 197–292.

Schneider, A. (1875): Archives de Zoologie t. IV p. XL.

Derselbe (1883): Nouvelles observations sur la Sporulation du Klossia octopiana. In: Arch. Zool. Serie 2 vol. 1 p. 78—104.

Siedlecki, M. (1898): Etude cytologique et Cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. In: Annales de l'Institut Pasteur.

Van Beneden (1854): Sac à Psorospermies. In: Mem. Ac. Belgique v. 26.

Travail du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Grenoble 1er Août 1902.

Flagellatenstudien.

Anhang: Fibrilläre Strukturen der Vorticellinen.

Von

S. Prowazek.

(Hierzu Tafel V u. VI.)

Bei systematischen Untersuchungen, die die Flagellaten betreffen, kann man sich im allgemeinen von drei Gesichtspunkten leiten lassen. Entweder werden die physiologischen Momente mehr berücksichtigt, dabei aber dann allerdings morphologisch vielfach innig zusammenhängende Gruppen der plasmophagen Flagellaten von den plasmodomen, mit carbonassimilierenden Organellen ausgestatteten Flagellaten abgetrennt, die sodann, trotzdem sie selbst gelegentlich eine mixtotrophe Lebensweise zu führen befähigt sind, bei den Protophyten irgendwo untergebracht werden müssen.

Aber auch von phylogenetischen Gesichtspunkten kann man sich andererseits nicht allein leiten lassen, da doch fast alle Protisten begeißelte, mehr oder weniger Flagellaten ähnliche Formen in ihrem Entwicklungscyklus besitzen, diese Ähnlichkeiten vielfach aber nur auf äußerliche, konvergenzartige Neuerwerbungen zurückzuleiten sind. Nebenbei bemerkt scheinen gerade die Flagellaten eines sehr komplizierten polyphyletischen Ursprunges zu sein, und alle in diesem Sinne nach dem Schema eines Netzes ausgeführten Darstellungen sind vielfach nur rein konstruktiv und ermangeln nebstdem der Übersichtlichkeit. — Schließlich kann man bei den erwähnten Untersuchungen die Morphologie zu Rate ziehen und hier, wie dieses schon mehrfach geschehen ist, das Hauptgewicht entweder auf die Zahl und Anordnung der Geißeln (Bütschli), oder

auf die gesamte Morphologie des Vorderendes und die Art der Nahrungsaufnahme (Klebs) legen. Senn berücksichtigt für die Bildung größerer Untergruppen, auch noch die Organisation der kontraktilen Vakuolen, die Kernkonfiguration, ferner die Ausbildung der protoplasmatischen Körperhüllen und den Besitz oder Nichtbesitz der Chromatophoren.

In den folgenden Zeilen sollen vornehmlich Mitteilungen über den morphologischen Aufbau des Vorderendes, der Geißelinsertion und der Kernstruktur der niederen Flagellaten gemacht und daran anschließend einige systematische Erwägungen gepflogen werden.

Bezüglich der Insertion und Beschaffenheit der Geißel kann man im allgemeinen drei Typen unterscheiden.

I. Die Geißel ist kernendogenen Ursprunges. Der Kern ist samt der Geißel gleichsam dem wechselnd vielpoligen, amoeboider Veränderungen fähigen Zellleibe als ein fremdes Gebilde einverleibt und kann bei den mannigfachen, schwierigen Bewegungen durch die Detritusklüfte und Diatomeenrasen der mikroskopischen Welt vielfach gebogen und zerdehnt werden (Fig. 1 u. 2). Der Kern ist flaschenförmig oder ovoid, berührt mit seiner Spitze meist die freie Fläche des Zellleibes und von hier geht gleichsam direkt aus seiner Kernmembran die Geißel aus, welche nur manchmal unten eine nicht scharf abgegrenzte, basalkörperartige Verdichtung erkennen läßt. Gelegentlich konnte noch eine Art von „Verbindungsstück", das die scheinbare Geißelbasis mit dem Innenkörper verbindet, konstatiert werden.

Auf Reize, etwa von Seite schwacher, langsam vordringender Konservierungsflüssigkeiten, wurde die kernendogene Geißel oft unter einer terminalen Tropfen- oder Knotenbildung rückgebildet und der Kern gewann ein dunkleres Aussehen (Fig. 3 u. 4).

Diese Geißelbildung konnte bei einer Mastigamoeba, die der Mastigamoeba invertens Klebs am nächsten verwandt ist, obzwar sie nicht so häufig wie jene ihre Körperpole wechselt, festgestellt werden. Die Geißel ist also eine kernzugehörige, fibrilläre Differenzierung, die ihrer Genese nach gleichsam umkehrbar ist, sie kann in derselben Weise auf- als rückdifferenziert werden. Bei der Teilung wird sie bei unserer Form rückdifferenziert, worauf sich der Innenkörper in der bekannten bisquitförmigen Gestalt zerteilt (Fig. 5). Bezüglich der Teilung der Mastigamoeba invertens giebt Klebs an, daß dies eine Längsteilung sei, „bei welcher nach Bildung einer zweiten Geißel eine allmähliche, aber schnell verlaufende Einschnürung erfolgte".

Anch bei der Cercomonas longicauda Dujardin (Dimorpha longicanda Klebs) hängen die beiden Geißeln, sowohl die Schleppgeißel als auch die nach vorn gerichtete Geißel, mit dem Kern auf das innigste zusammen; der Innenkörper des Kernes ist vielfach oval oder länglich und hängt durch eine Art undeutlicher Zwischenfibrille mit den Geißelinsertionen zusammen. Mit Jodjodkalium färben sich an der Basis der Geißeln vielfach minutiöse Körnchen in weinroter Farbe (Glykogen?) (Fig. 7).

Einmal rissen bei den lebhaften amoeboiden Bewegungen des Tieres die beiden Geißeln von ihrer Insertionsstelle ab, wurden dann förmlich durch ein dünnes Pseudopodium weit weggeführt, um später sogar abgeworfen zu werden (Fig. 6). — Bei diesen Formen besitzt also der Kern neben der chromatischen Substanz anch noch viel helles dichtes „Kinoplasma", wie überhaupt die Eigenschaft der Bewegungsfähigkeit die Protistenkernen im höheren Grade als den Metazoenkernen, bei denen schon ein selbständiges kinetisches Centrum herausdifferenziert wurde, zukommt. Interessanterweise ist auch nach F. E. Schulze der Inneukörper der Mastigamoeba aspera beweglich, eine Erscheinung, die Klebs auch für die Mastigamoeba ramulosa feststellen konnte.

Zusammenhänge der Bewegungsorganellen mit dem Kerne wurden bei den Protisten auch schon uachgewiesen; so konnte Schaudinn für die Camptonema nutans einen Zusammenhang der Axopodien mit den Kernen konstatieren.

Analoge Verhältnisse wie bei den Mastigamoeben liegen bei den Schwärmzellen der Mycetozoen nach den wichtigen Untersuchungen von Henrique Plenge vor, wie überhaupt diese Schwärmzellen den Mastigamoebeu äußerst ähnlich siud nnd auf tiefere Verwandtschaftsverhältnisse hinweisen. Bei den erwähnten Schwärmzellen wandert der Fußpunkt der Geißel oft an der Oberfläche des Zellleibes entlang und diese hängt mit dem säckchenartigen Kern aufs innigste zusammen, manchmal nimmt dieser an den Schwingungen der Geißel teil und „krümmt sich in sich hin und her". Die Geißel scheint auch hier mindestens eine Strecke weit von Protoplasma überzogen zu sein, „so daß man etwa einen Achsenfaden und einen Protoplasmamantel oder eine Art Flossensaum an ihr zu unterscheiden hätte". In der Arbeit von Plenge werdeu diese Verhältnisse noch genaner geschildert und die zahlreiche Litteratur ausführlich besprochen. Auf einen Zusammenhang der Geißelinsertion mit dem Kern machte nächst F. E. Schulze bei der Mastigamoeba aspera auch Heider bei dieser Form und der M. lobata auf-

merksam, und auch Frenzel hat uns mit einer ganzen Anzahl ähnlicher Fälle vertraut gemacht. Er konnte gleichfalls eine gewisse Selbständigkeit der Geißel samt dem Kern innerhalb des Zellleibes beobachten, die sogar soweit gehen konnte, daß manchmal durch ein Vorwärtswandern beider längs der Körperoberfläche neben dem alten Pol ein neuer Zellpol der Mastigamoeba entstanden ist.

Die Rhizomastigina, die durch diese Organisationsverhältnisse den Mycetozoen am nächsten stehen, bilden infolge ihrer gleichsam vielachsigen oder genauer wechselachsigen Körperform wohl mit Recht eine einheitliche Hauptgruppe der Protomastigina, die man geradezu als die Polyaxonia den übrigen Protomastiginen gegenüberstellen könnte.

Mit den eigentlichen Mastigamoeben sind zwei phylogenetisch wichtige Formen verwandt, nämlich einerseits die Chrysamoeba und die von mir im Potamoplankton gefundene Mastigamoeba viridis[1]), denn von der ersteren Form kann man mit Scherfel die Chrysomonaden von der letzteren die grüngefärbten Mastigophoren ableiten.

Die zweite Hauptgruppe der Protomonadina umfaßt all die übrigen Formen mit einem deutlich polaren Aufbau des Zellleibes. Innerhalb dieser Gruppe finden wir besonders den II. Typus der Geißelinsertion verwirklicht:

II. Die Geißel hängt durch ein Zwischenglied, das wir Zygoplast nennen wollen, mit dem Kern zusammen.

Der Zygoplast besitzt einen mannigfachen Aufbau. Oft sitzt ihm die Geißel mit einem Basalkorn oben an und von diesem setzt sich noch eine Fibrille (oder mehrere) — der Rhizoplast, der den Zygoplast also förmlich durchbohrt und von ihm mantelartig umgeben wird — gegen den nahen Kern fort.

Bei einer Varietät der Monas guttula Ehrb. besitzt der Zygoplast die Form eines sehr hohen, schmalen Stengelglases und besteht anscheinend aus einem dunkleren, homogenen Plasma und wird durch den Rhizoplast einer basalkornführenden Geißel durchbohrt (Fig. 8—12). Er zeichnet sich durch eine innige Beziehung zur Kernmembran aus und wird bei der Teilung anscheinend — die genauen Verhältnisse konnten bei der Kleinheit des Objektes nicht mit Sicherheit festgestellt werden — von einer konischen Vorwölbung der Kernwand selbst, die sich später mit einer entgegenstrebenden

[1]) „Potamoplankton der Moldau." Verh. d. zool. bot. Gesellschaft in Wien 1900. Infolge eines Wortfehlers steht dort „Zoochlorellen" statt „Chloroplasten".

Verdichtnng der Zellperipherie verbindet, gebildet (Fig. 14—15). In Fig. 9 ist auch gegen links zu der innige Zusammenhang des sich hier verbreiternden Zygoplasten mit der Zellmembran angedentet.

Bei der Monas vivipara (Fig. 24) und der marinen Bicosoeca (Fig. 17—23) besitzt der Zygoplast eine mehr bisquitförmige Gestalt ohne weitere, feinere Details erkennen zu lassen. Die Bicoccinen oder Bicoccaceaen scheinen dadurch sowie durch das Vorhandensein von zwei Geißeln (der sogenannte Stiel ist nur eine modifizierte Schleppgeißel) mehr mit den Monadaceaen, die auch eine Nebengeißel besitzen, als mit den Oikomonaden verwandt zu sein. Sie selbst scheinen zu den Craspedomonaden hinüberzuführen, bei denen den Angaben FRANZÉ's zufolge die Geißel vermutlich auch ein Basalkorn nnd vielleicht einen Rhizoplast hat. Analoge Verhältnisse konnten mit Mühe für einen auf Carchesiumstielen vorkommenden Choanflagellaten festgestellt werden.

Ganz eigeuartig ist die Insertionsweise der Geißel bei den Bodoneceaen, die bisher einfach zu den Protomastiginen gerechnet wurden, von diesen aber wohl schärfer abzutrennen wären. Sie repräsentieren den III. Typns:

III. Beide Geißeln entspringen von einer gemeinsamen basalkornartigen (Diplosoma?) Verdichtung, die terminal einem anscheinend strukturlosen homogenen, phiolenartigen Gebilde ansitzt. Die Geißel ist vom Kern **unabhängig** und gewinnt so eine größere Selbständigkeit. Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß besondere Reize auf den Tonus dieses Gebildes einwirken können nnd so sekundär die Geißel in besonderer Weise beeinflussen (Fig. 36—39).

Dieses eigentümliche Geißelsäckchen scheint sich frühzeitig vor der Kernteilung selbst rasch zu teilen, wie man aus der Fig. 39 ersehen dürfte.

Der Bodogeißel kommt die Geißel der Trypanosoma, vor allem aber der Herpetomonas insofern nahe, als hier auch an der Basis der Geißel ein weiter differenziertes, fast halbmondförmiges sog. Centralkorn vorkommt. Allerdings ist der Kernaufbau und die Teilung bei der Herpetomonas verschieden, so daß in dieser Hinsicht die vermnteten verwandtschaftlichen Beziehungen abermals unklar werden. Am ähnlichsten ist das Geißelsäckchen des Bodo dem sog. Blepharoplasten des Trypanoplasma.

Die zweite Ordnung der Mastigophora umfaßt die Polymastigina. Eine genauere Revision dieser Formen in unserem Sinne wird vielleicht zu einer weiteren Angliederung dieser an die Proto-

mastigina als eine besondere Untergruppe der Protomastigina monaxonia führen. Mir stand diesbezüglich kein Material zur Verfügung. Bei der Trichomonas hominis ist der abgeplattete Kern nach vorn hin etwas ausgezogen und auch hier scheint sich noch ein undentlicher Zygoplast anzugliedern.

Bei der dritten bezw. zweiten Ordnung, der Euglenoidina, ist die Geißel gleichfalls nach dem III. Typus, allerdings mit einigen nicht unwesentlichen Änderungen, gebaut. Nacb den Untersucbungen von Wager ist der proximale Geißelteil gegabelt und die eine Zinke dieser Bildung steht dnrch eine Anschwellung mit dem „Augenfleck" in Kontakt; faßt man nun diesen als einen Lichtschirm anf, so werden die Geißelbewegungen indirekt durch diesen insofern beeinflußt, als sich die Euglena so zu drehen bestrebt, daß die Geißel gleichmäßig beleuchtet wird. Bei einer kleinen farblosen Astasia konnte ich eine seitliche Schlnndverdichtung nachweisen, gegen die zu die Geißel verlief. —

„Bei den Trachelomonasarten schien die Geißel meistens in einem viereckigen Körper zu endigen, der dicht unter der deutlich von der Geißel durchbohrten Schale im Vorderende des Tieres gelegen war." (Plenge.)

Von den Chromomonadinen wurden nur die farblosen Cryptomonaden untersucht. Diese Familie hat Senn zu einer Ordnung erhoben, dabei aber die Cyathomonas wegen ihrer tierischen Ernährung zu den Protomastiginen und zwar zu den Amphimonadaceen gestellt. Doch scheint es besser zu sein, die Cyathomonas bei Chilomonas zu belassen; denn die Gestalt und Struktur des Kernes ist bei beiden sehr ähnlich und die Körnchen des sog. Leistenbesatzes der Cyathomonas gleichen den Körnchen des rudimentären sog. Schlundes der Chilomonas, der sich vielleicht aus einer derartigen nur in die Tiefe wandernden und sich verbreiternden Leiste umgebildet hat, in höchst auffallender Weise. —

Die beiden Geißeln der Childmonas paramaecium entspringen im oberen Teil des Schlundes von „einem" Basalkorn, von dem gegen das Zellinnere ein zunächst aus zwei Fibrillen bestehender Rhizoplast an der dorsalen Seite des „Schlundes" direkt am Kern vorbei bis gegen die innere Wand der schnabelartigen Umbiegung des Zellleibes abgeht, um hier mit einem minutiösen Korn zu endigen. In der Schlundgegend scheint der Rhizoplast von einer mit EH sich schwärzenden Scheide umgeben zu sein (Fig. 40, 42, 43).

In der letzten Ordnung der Phytomonadina finden wir schließlich bei einzelnen Formen eine Rückkehr zu dem II. Typus, wo der

Rhizoplast allein oder bezw. Rhizoplast samt dem nur manchmal ausgebildeten Zygoplast mit dem Kern in Zusammenhang stehen.

So entspringen die beiden Geißeln der Polytoma uvella Ehrbg. von einem (vielleicht doppelten) Basalkorn, von dem aus eine Summe von entweder konisch ausstrahlenden oder zu einem Strang vereinigten Rhizoplastfibrillen gegen den Kern abgeht, der gleichsam an ihnen aufgehängt zu sein scheint (Fig. 44, 45).

In theoretischer Hinsicht beanspruchen sowohl die Basalkörner und -Körper als auch die Rhizoplasten unser besonderes Interesse. — Ohne auf die überaus zahlreiche Litteratur, vor allem ohne auf die sehr interessante Lenhossek-Henneguy'sche Theorie bezüglich der kinetischen Funktion der Basalkörner und des Vergleiches mit den Centrosomen — zumal diese Frage erst jüngst durch H. Joseph (Arb. der zool. Inst. d. Univ. Wien 1902) eine eingehende Darstellung erfahren hat und ich in den Spermatolog. Studien (ebenda) den physiologischen Teil der Frage besprochen habe — weiter einzugehen, sollen hier nur einige Momente berücksichtigt werden.

a) Vergleich der Basalkörner mit den Centrosomen innerhalb der Gruppe der Mastigophoren.

Das Verhalten der Trypanosomenkerne bei der Teilung, die Anzeichen einer Mitose erkennen läßt, wobei die Kerne zu dem „Centralkorn" der Geißel in Beziehung zu treten scheinen, sowie das Zuwandern der Polytomaspindel gegen das Basalkorn könnten in diesem Sinne wohl gedeutet werden. Gegen diese Deutung kann man aber bald eine überwiegende Zahl von Bedenken geltend machen.

Bei der Polytoma wandert nämlich der Kern gegen das Basalkorn infolge der konisch ausstrahlenden und sich dann verkürzenden Rhizoplastfibrillen noch vor der eigentlichen Spindelbildung, die zunächst innerhalb der Kernmembran zustande kommt und bei der als Centrosom höchstens noch das später noch genauer zu beschreibende Entosom funktionieren könnte; dieses ist aber durchaus nicht der kernnahe Abschluß des Rhizoplasten (gegen Dangeard), denn es liegt ja oft innerhalb der Kernmembran gerade auf der entgegengesetzten Seite. Ferner ist zu bedenken, daß Basalkörner auch bei Formen vorkommen, bei denen sich die Kerne mehr nach dem direkten Typus teilen. Die Basalkörner der Chilomonas haben überdies durch die „Schlundbildung", die geschlossen ist und an die durch eine Protoplasmaverdichtung der Kern befestigt zu sein scheint, sowie durch die lange Ausbildung des Rhizoplasten an Selbständigkeit und an Platz für diesbezügliche Differenzierungen fast alles eingebüßt. Schließlich hat bei der Teilung der Kern auf

den Anfangsstadien oft eine andere Achsenlagerung, als daß ein quer sich teilendes, dabei noch seinen kinetischen Fnnktionen als Geißelinsertion nachkommendes Basalkorn hierbei als Centrosom funktionieren könnte. Auch der Vergleich mit anderen Protisten, vor allem mit den Ciliaten (viele Basalkörner, keine Centrosomen, dafür aber eine intranucleare, centralspindelartige Mikronucleusteilung) gestaltet sich im Sinne einer solchen auch für die Protisten geltenden Deutung nicht besonders günstig. Doch ist in diesem Sinne noch ein reichlicheres Beobachtungsmaterial abzuwarten.

b) Vergleich des Rhizoplasten mit ähnlichen fibrillären Differenzierungen, vor allem mit den Achsenfäden der Spermatozoen der Metazoen.

Konnten wir im ersteren Falle nur mit einer gewissen Zurückhaltung den Vergleich der Basalkörner mit Centrosomen verwerfen, so kann dieses hier mit mehr Sicherheit geschehen. Denn der Achsenfaden (Helix, Oryctes) der Metazoenspermien entspricht einer Summe von Centralspindelfasern, die sich zwischen den weiter differenzierenden, scheibenförmig werdenden, proximalen nnd distalen Centrosomhälften ausspannen und weitere fibrilläre Umhüllungen von Seite der Mitochondrien erhalten; der Endfaden ist zunächst gleichsam ein freigewordener Radius der Spermienzelle, der sich später dnrch ein Loch des distalen Centrosoms durch den den Achsenfaden bildenden Centralspindelcylinder hindurch bis zum proximalen Centrosom fortsetzt. Von all derartigen Bildungen wurde aber sowohl bei der Polytomateilung, wo speziell darauf geachtet wurde, als bei anderen Flagellatenteilungen nichts gefunden. Die Rhizoplasten sind hier einfache, feinste fnnktionelle Differenzierungen innerhalb des bildsamen Protoplasmas des Zellleibes, die vermutlich in erster Linie zur Festigung der Geißelinsertion und zur Reizleitung dienen.

Anschließend an diese Untersuchnngen bezüglich der Geißeln und ihrer Insertionsweise mögen hier analoge Mitteilungen über die Kerne und ihren Aufbau gemacht werden.

Der Aufbau der Kerne der Flagellaten wurde besonders von Bütschli, Fisch, Blochmann und Keuten genauer studiert.

Man kann diesbezüglich vier Typen unterscheiden:

I. Einfache Vollkerne, bei denen keine besonderen Innenkörper scharf ausdifferenziert sind und bei denen nur ein einfaches chromatisches Gerüst darstellbar ist. Sie teilen sich am Wege einer wohl sehr primitiven Karyokinese wie die Kerne der Herpetomonas Lewissi.

II. Bläschenkerne mit einem stark färbbaren „Innenkörper“, der fälschlich immer wieder Nucleolus genannt wurde, einer Kernsaftzone mit einem mehr oder weniger deutlichen Gerüst und einer Kernmembran, die oft nur als ein einfacher Kontur nachweisbar ist.

Bei der Teilung wird der Innenkörper sichtbar körnig, sodann nimmt er eine bisquitförmige Gestalt an, wobei gegen die Pole oft die periphere Struktur deutlicher, radiärer strukturiert erscheint; schließlich wird er in der bekannten Weise zerschnürt, worauf sich die beiden Kerne abrunden, jedoch so, daß zwischen ihnen längere Zeit ein meist anfangs gebogener Faden sich ausspannt (Fig. 13 u. 27). Dies konnte wiederholt an den Kernen des Bodo, der Monas guttula und der marinen Bicosoeca beobachtet werden. Ähnlich sind die Verhältnisse bei der Mastigamoeba invertens, nur daß hier die Geißel eingezogen wurde. — Bei der Teilung der Monas taucht immer unterhalb des letzten Verbindungsfadens eine dritte Vakuole auf, die lange Zeit sich erhält und zunächst sich etwas vergrößert (Fig. 13—16).

Neben dem Kern der Bicosoeca findet man konstant jederseits (Fig. 17—23) zwei mehr oder weniger dunkle, wurstartige, innen mit einem Gerüst versehene Körper, die schwimmgürtelartig den Kern umfassen und sich vor ihm selbständig teilen. Ich möchte sie mit den von R. Hertwig entdeckten Chromidien vergleichen. — Bei der Monas vivipara wird die deutliche Kernmembran spindelförmig, der Innenkörper streckt sich sodann und zerteilt sich bisquitförmig (Fig. 25 u. 26). Einmal kamen eigene faserig-körnige Differenzierungen an der Trennungsstelle zum Vorschein, doch war wieder die Kernmembran unregelmäßig gestaltet (Fig. 25). Vielleicht ist dies aber nur ein abnormes Stadium. Auch hier bildet sich ein langer Zertrennungsfaden aus, der sich einseitig auf die hernach sich verdichtende Zellwand anlegt (Fig. 27, vgl. Metazoenteilung, Astacusspermatocyten). —

III. Die Centronuclei besitzen einen centralen Innenkörper mit etwas radiär gestellten dicken Chromatinsträngen. Sie sind für die Eugleninen typisch. Bei der Teilung wird der Innenkörper, den Keuten Nucleolo-Centrosoma nennt, hantelförmig gestreckt, die Chromatinstränge ordnen sich ihm mehr oder weniger parallel an und werden ohne Längsspaltung zerdehnt. Keuten giebt zwar eine Längsspaltung, deren Nachweis allerdings nicht leicht sein soll, an, doch konnte ich nichts derartiges wahrnehmen. Ein wichtiges Verbindungsglied bildet die Gattung Entosiphon (Aniso-

nema), bei der der Innenkörper als typische Centralspindel funktioniert. Über die Gattung sollen hier später weitere Mitteilungen folgen.

IV. Bläschenkerne mit karyokinetischem Teilungsmodus.

Hier löst sich der Innenkörper, der also mit dem centrosomalen Binnenkörper der Euglenen sowie den anderen Innenkörpern der meisten früheren Kerntypen durchaus nicht zu vergleichen ist, auf und es kommt zu einer typischen Spindelbildung. Spindelbildungen konnte zuerst Blochmann für Polytoma nachweisen. Auch bei Oxyrrhis marina scheint nach den Untersuchungen desselben Forschers sowie Schaudinn's eine indirekte Kernteilung vorzukommen. Nach Dangeard kommt bei Chlorogonium, Phacotus, Carteria und Chlamydomonas Karyokinese vor.

Die Kernteilung und Vermehrung der Polytoma wurde von mir schon in der „Öst. bot. Zeitschrift 1901 Nr. 2" beschrieben und mag hier in Kürze wiederholt werden. Der Polytomakern ist bläschenförmig und mit einem äußerst spärlichen Gerüst in der sog. Kernsaftzone ausgestattet. Mit dem Innenkörper hängt auf den Anfangsstadien ein kleines ovoides Körnchen durch eine Art von Stielbildung zusammen. Vor der Teilung wird zuerst die Kernsaftzone größer, das Körnchen, das ich Entosom nennen will, beginnt sich etwas zu verbreitern, wandert gegen die Membran hin, erregt zuweilen, diese vorbuchtend, eine kleine „Hof"bildung im angrenzenden Protoplasma und scheint die Membran durchbrechend nach außen zu treten und hier sich zu teilen. Es sei hier auf die allerdings mangelhaft reproduzierten Abbildungen in der erwähnten Zeitschrift hingewiesen. Der Kern wird inzwischen durch die sich verkürzenden Rhizoplastfibrillen gegen das Vorderende gezogen, nimmt eine mandelförmige Gestalt an, der Innenkörper lichtet sich ferner im Centrum auf, wird feinkörnig und verteilt seine Substanz über ein nun sichtbar werdendes zartes Reticulum, aus dem zunächst nach Art der Micronucleispindeln der Ciliaten einseitig die Spindelfasern hervorgehen. Das weitere Schicksal des Entosoms auf diesen Stadien blieb mir infolge dessen Kleinheit unbekannt — aus dem ganzen Verhalten zu schließen, möchte ich es mit einer centrosomalen Bildung vergleichen.

Schließlich kommt eine intranucleare Spindel mit ca. 8 Chromosomen zu stande. Auch spindelplattenartige Andeutungen konnten beobachtet werden. Bei der Chilomonas ist ein etwas ähnlich gebauter Kern vorhanden; der Innenkörper ist groß, enthält manchmal innen Alveolen und scheint zuweilen aus zwei oder drei kugelförmigen

Bildungen entstanden zu sein; das Periphergerüst ist sehr deutlich, wenn auch zart entwickelt. Die Membran ist nur in der Art eines einfachen Konturs nachweisbar. Im Gerüst kann man ein deutlicheres Körnchen mit EH differenzieren, das ich mit einem Entosom vergleichen möchte (Fig. 40—43). Leider erhielt ich auf den zahlreichen Präparaten nie einen richtigen Schnitt durch ein Teilungsstadium und kann so über die Kernteilung kaum bestimmteres, als seiner Zeit Bütschli an lebenden Objekten zu ermitteln in der Lage war, berichten. „In dem eingeschnürten, ziemlich durchsichtigen Körperteil bemerkt man eine Anzahl dunkler querverlaufender Striche oder Körper, die fast aussehen wie dunkle, in die Länge gezogene Körner der Chilomonas." . . . (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30 p. 246). Später sind die sich abrundenden Tochterkerne durch einen Verbindungsfaden noch verbunden.

Die erste Einschnürung des Zellleibes, an dem vorne frühzeitig die zwei neuen Geißeln (aber nicht gleichzeitig) angelegt wurden, beginnt durch eine Art von Einbuchtung schief hinten; der sog. Schlund wird korbförmig und in zwei später sich schließende, kleinere Schlundteile zerschnürt. Die Zellleibzerschnürung schreitet schief nach vorn vor und die letzte hernach fadenförmige Brücke spannt sich vorn seitlich links in der Gegend des Schlundes zwischen den beiden Teilindividuen aus. Der ganze Vorgang der Teilung dauert ca. 38 Minuten.

Kopulationsvorgänge bei den Flagellaten.

Die Polytoma teilt sich innerhalb der Mutterhülle zunächst in zwei, dann in vier, schließlich in acht Teile; dabei findet durch eine innere Protoplasmaverschiebung eine Veränderung der Polarität statt (vgl. die cit. Arbeit), so daß schließlich einer der acht Merozoiten mit seinem distalen körnchenhaltigen Ende mit dem Rhizoplasten der Muttergeißel in Zusammenhang steht, dabei aber auf dem Apicalpol selbst seine eigenen neuen Geißeln mit den Basalkörnchen produziert. Dieser Merozoit funktioniert als Leiter und Lenker der ganzen „Teilungskolonie"; später löst er sich unter einem deutlich wahrnehmbaren Riss von dem Basalkorn der Muttergeißel ab, die nur noch mehrmals zuckt und dann für immer ihre Bewegungen sistiert. Die leere Hülle mit den an der Basis verquellenden Geißeln bleibt längere Zeit im Wasser erhalten.

Bei der Polytoma kommt auch eine mehr oder weniger deutliche Andeutung eines Alveolarsaumes vor; bei vielen, besonders längere Zeit sich nicht teilenden Individuen vergrößerten sich diese Alveolen

nnd zwischen ihnen kamen Substanzablagerungen zum Vorschein, die schließlich immer bestimmtere netzige Umrisse gewannen (Fig. 44—47), später sogar selbständig wurden und dann mit EH sich schwärzende, mäandrische Figuren auf ihrer Oberfläche zu stande kommen ließen. Schließlich zerfielen sie vielfach wiederum in einzelne Tropfen und Kugeln (Fig. 48). Analoge Alveolarsaumskulpturen habe ich an der Glaucoma beobachtet (Fig. 49), nur daß hier die Kappen der Alveolarräume gleichsam schuppenförmig mit EH sich schwärzten.

Die zur Kopulation schreitenden Individuen entstammen nicht aus einer Acht-, sondern höchstens nur aus einer Vierteilung, eine Thatsache, auf die zuerst Krassilstschik, der die Kopulation in Kürze schildert, hingewiesen hat. Die Merozoiten kopulieren als Isogameten entweder gleich nach dem Verlassen der Mutterhülle oder selten erst später, sobald sie etwas herangewachsen sind. Sie enthalten vielfach neben der Vakuole gelbliche krümelige Körnchen Sie schwimmen oft nebeneinander dahin, heften sich mit ihrem vorderen Pol an irgend einer Stelle neben einander fest und verschmelzen schließlich auf irgend einer nicht bestimmten Stelle des Vorder- oder Hinterendes, dabei beständig Pendel- und Rotationsbewegungen ausführend.

Die Vakuolenpulsation wird verlangsamt. Die Verschmelzung geht langsam vor sich. Der Kern des einen Individuums wandert gegen die längere Zeit hindurch angedeutete Trennungsebene, ohne daß dadurch die Vakuolen oder das manchmal ausgebildete Pigmentkorn in Mitleidenschaft gezogen würde. Einmal wurde die Verschmelzung von drei Individuen beobachtet (Fig. 60).

Auf mit EH gefärbten Schnitten kann man nun feststellen, daß der hinüberwandernde Kern samt seinem rhizoplastartigen Fibrillenkonus vom Basalkörper der einen Geißel, die im Leben auch nicht mehr so energisch schlägt, sich ablöst und so in einer höchst eigenartigen Weise hinüberwandert (Fig. 55 u. 56), wobei die Trennung der beiden Protoplasmaleiber noch nachweisbar bleibt. Später unterliegt er einer Resorption.

Die Entosome liegen oft auch auf der entgegengesetzten Seite. Nach der Verschmelzung der Kerne (Fig. 57 u. 58) und ihrer Innenkörper konnte nur ein Entosom nachgewiesen werden. Bald nach der Verschmelzung der Zellkörper — die Verschmelzung der Kerne geht noch langsamer vor sich — wird eine Cystenmembran innen abgeschieden, während die äußere Hüllhaut, die wohl auch aus der Verschmelzung teilweise hervorgegangen und demnach kein totes Abscheidungsprodukt ist, in körniger Weise sich auflockert und zer-

fällt. Die Geißeln verquellen unter den bekannten terminalen Bläschenbildungen (vgl. Volvox). Später werden zwischen den Zellleib und die Membran Körnchen abgeschieden, die sich mit EH schwärzen. Bei günstiger Gelegenheit schwärmt dann das Verschmelzungsprodukt aus der Zygospore heraus. Manchmal teilt es sich aber noch innerhalb der schützenden Umhüllung in zwei Teile (Fig. 59, das eine Individuum ist ausgeschwärmt). Bei der Polytoma liegt also eine einfache Kopulation von jungen Isogameten vor, vor der keine eigentliche Reduktion erfolgt, falls man in den früher erfolgenden Teilungen nicht solche Vorgänge vermuten will. Anläufe zur Ausbildung äußerlich wahrnehmbarer Reduktionsteile könnte man in der gar nicht so seltenen Produktion von Zwergindividuen vermuten (Fig. 50). Auch Dangeard giebt an, daß vor der Befruchtung der Chlamydomonadineaen keine Reduktion stattfindet. —

Den Fortpflanzungscyklus der Monas vivipara konnte ich leider nicht in dieser Vollständigkeit wie bei der Polytoma feststellen.

Hier fand ich zunächst verschmolzene Individuen, bei denen die Kerne längere Zeit isoliert blieben und das Protoplasma dabei eine eigene schaumige Beschaffenheit annahm; bald wurde innerhalb des Zellleibes unterhalb der äußeren Umgrenzung eine doppelt konturierte glänzende Cystenmembran abgeschieden, die das außerhalb liegende sehr schmale Zellterritorium gleichsam vom übrigen Zellleibe abschnitt, das dann in der Folgezeit körnig zerfiel (Fig. 30).

Die Cystenmembran hat auf der einen Seite einen kraterartigen Deckelaufsatz, der central durchbohrt ist, von dieser Öffnung geht nach innen noch ein undeutlicher spulenartiger Ansatz (Fig. 32, 34, 35) ab.

Die interessantesten Vorgänge spielen sich an den Kernen ab; diese besitzen zunächst einen großen Innenkörper, später treten außen (aus ihm austretend?) (Fig. 28) dunkle krümelige Massen auf, sodann schmilzt der Innenkörper in jedem Kerne gleichsam zusammen und giebt seine Substanz an die „Kernsaftzone" ab, so daß mit dessen Verkleinerung immer mehr und mehr sich die Kerne dunkler färben (Fig. 29—31). Schließlich liegen zwei morgensternartige Kerne dicht neben einander und verschmelzen auch in dieser Weise. Es scheint, daß auf diesem Wege einerseits ausgiebig die Durchmischung der erhaltenden chromatischen Substanz bei der Verschmelzung erzielt wird, andererseits, daß aber bei der nachfolgenden Reorganisation des Zellleibes leichter die assimilationsthätige regenerative chromatische Substanz auf das Protoplasma abgegeben wird; vor allem wird derart aber auch eine Chromatinreduktion besorgt. Das Plasma ist nun weitmaschig alveolar und mit dunklen Knotenstellen ausgestattet. —

Der Zellleib zieht sich dann von der Cystenmembrau stark zurück. Er enthält zahlreiche glänzende Köruchen, die in Säuren schwer löslich sind und mit Jodjodkalium keine Glykogenreaktion liefern. Viele Cysten degenerieren auch auf diesem Stadium, wobei große blasige, mit Jodjodkalinm gelblich sich färbende (Fig. 33) Körper in ihnen auftreten. Diese Cysten zu einer weiteren Entwicklung zu bringen gelang mir auf keine Weise; weder ein Übertragen ins reine Wasser, noch ein vorheriges Trocknen und Übergießen mit frischem Wasser, noch Kulturversuche auf Salep, die ich auf den Rat des Herrn Dr. P. Federn unternommen habe, noch längere Zeit andauernde Durchlüftuug wareu im stande, sie zum neuen Leben zu erwecken.

Zum Vergleich für das Studinm der fibrillären Strukturen der Flagellaten wurde auch in diesem Sinne eine bis jetzt weniger untersuchte Vorticelline, die Vorticella microstoma Ehrbg., in den Kreis der Untersuchungen gezogen. Wie die zahlreichen Arbeiten von Lachmann, Greeff, Everts, Leydig, Bütschli, Brauer, vor allem von Entz, auf dessen wenig berücksichtigte Arbeit über die elastischen und kontraktilen Elemente der Vorticellinen in den Math.-Naturw. Berichten aus Ungarn 1892 hier besonders hingewiesen seiu mag, beweisen, zogen die fibrillären Strnkturen dieser Formen seit jeher die Aufmerksamkeit der Forscher an sich. Bei der Vorticella microstoma kann man nun folgende Fibrillensysteme unterscheiden.

1. Dicht unter der Pellicula (Bütschli) liegt ein System von cirkulären, vermutlich spiralig angeordneten Fibrillen. Dann folgt eine wenn auch manchmal zarte und schwer wahrnehmbare Alveolarschichte (Bütschli), in deren Kantenwerk die von Leydig schon beobachteten, von Entz genauer untersuchten Cytophane vorkommen; sie sind entweder länglich oder rundlich, manchmal findet man bisquitartige Formen, die man eventuell als Teilungsstadien ansprechen könnte. Aber auch in den tieferen Schichten findet man Cytophane, deren Anordnung überhaupt während des Lebens etwas wechselt; bei der Encystierung wandern sie in die Tiefe und sammeln sich hier oft in Gruppen an.

2. Ferner findet man unter der Alveolarschichte, dieser aber noch teilweise angehörend, ein System von Längsfibrillen, die mäßig duukel sind nnd vielfach schon beobachtet wurden. Ihre Zahl dürfte 15 nicht um vieles übersteigen; sie „anastomosieren“ häufig mit einander.

In der Gegend des sog. „Wimperringes“ (Brauer), an dem die Pellicula durchbrochen ist, biegen sie in das mächtiger hier entwickelte faserige Corticoplasma nach innen zu ohne Unterbrechung ab und konvergieren gegen den Stielanfang. Oben verlaufen sie nur gegen den Peristomrand und pinseln hier auf, so daß zuweilen auch arkadenartige Zeichnungen zum Vorschein kommen. Mit EH schwärzen sie sich als selbständige plasmatisch-fibrilläre Differenzierungen. Manchmal sind sie leicht gewellt.

3. Ab und zu findet man unter ihnen auch tangential verlaufende Fibrillen; gegen die Peristomregion und zwar sowohl gegen die Rinne als gegen die Scheibe zu strahlen die von Bütschli und Schewiakoff bei Epistylis umbellaria zuerst entdeckten, als Retraktoren dienenden Fibrillen aus.

4. Auf der Peristomscheibe findet man zarte, strahlenartig sich ausbreitende Fasersysteme;

5. während innerhalb der Peristomrinne selbst zweifach sich kreuzende sehr zarte Fibrillensysteme nachweisbar sind (Fig. 69).

6. Innerhalb des Peristomsaumes verläuft an der Innenseite ein dunkles Band, das sicher eine, höchst wahrscheinlich aber zwei entgegengesetzt gedrehte Spiralfibrillen umkreisen (Fig. 64). Vor der Encystierung verbreitert sich dieses Band und rückt infolge der Kontraktion auch etwas in die Höhe, dadurch werden aber die Spiralen näher aneinandergerückt. Nun bemerkt man, abgesehen von einigen Radialfasern, noch eigenartige wirbelförmig gebogene, äußerst dichte Fibrillensysteme, die offenbar an die einzelnen Umgänge der Spiralfibrillen befestigt waren und jetzt durch die Verschiebung dieser eine eigentümliche Verschiebung und Dehnung erfahren haben (Fig. 61 u. 63). Das Band schwärzt sich auf diesem Stadium in besonderer Weise; in dessen Lumen paßt gerade der sog. Cystenpfropf, der aus der Abscheidung der Wände der Höhlung, die vom hinaufgezogenen, geschlossenen Peristomwulst und der kontrahierten Peristomscheibe gebildet werden, entstanden ist (Fig. 68). In der Cyste bleiben die Fibrillensysteme erhalten (Fig. 66).

Auf den Schnitten durch den Schlund konnte streckenweise eine dunklere Faser festgestellt werden (Fig. 65). Auch basalkörperchenartige Bildungen kommen beim vestibularen Velum vor. Bezüglich des Stiels kann ich nicht viel neue Mitteilungen machen; einmal glaube ich längs des sog. Stielmuskels (Spasmonem Entz) einen Spiralfaden verlaufen gesehen zu haben (Spironem?). —

Bei den größeren Formen der Vorticellinen dürfte man durch Anwendung der neueren Schnitt- und Färbetechnik sicherlich aber noch weitere Details und feinere Verteilung der kontraktilen Fibrillenelemente der Ciliaten konstatieren können.

Wien, Ende Juli 1902.
II. Zool. Institut.

Litteraturverzeichnis.

Bergh: Über Stützfasern in der Zellsubstanz einiger Infusorien. Anat. Hefte I. Abt. 7. Bd. p. 102—112.

Blochmann, F.: Bemerkungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 40. Bd. T. II p. 42. 1884.

—: Kleinere Mitteilungen über Protozoen. Biolog. Centralbl. 14 Bd. p. 87. 1894.

—: Über die Kernteilung bei Euglena. Biolog. Centralbl. 14. Bd. p. 194. 1894.

—: Zur Kenntnis von Dimorpha mutans G. Biolog. Centralbl. 14. Bd. p. 197. 1894.

—: II. T. Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Hamburg 1895.

Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd 2. H. p. 205. Taf. XI—XV. 1878.

—: „Ciliaten“ und „Flagellaten“ in Bronn's Tierklassen und Ordnungen.

Dallinger, W. H.: Researches on the cell-nucleus. Journ. R. Micr. Soc. Vol. 6 p. 193—207. cit. n. Neapler Jahrb. 1886.

Dangeard, P. A.: Sur les Chlamydomonadinées. Compt. Rend. T. 127 p. 736—738.

—: Etude comp. de la zoospore et du Spermatozoïde. Ext. d. Botaniste 7. ser. 1901.

—: Notiz über Polytoma in dem jüngst erschienenen Handbuch der Anatomie von Rauber. (Abb.)

Francé, R.: Die Polytomen. eine morph. entwickl. Studie. Jahrbücher f. wiss. Botanik 26. Bd. T. XV—XVIII p. 295. 1894.

—: Der Organismus der Craspedomonaden. Budapest 1897.

Fisch, C.: Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. p. 47—125. T. I—IV.

Hertwig, R.: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. d. math.-phys. Klasse d. kgl. bayr. Akademie d. Wiss. Bd. XXXII Heft 1. 1902.

Klebs, G.: Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. p. 265—445. 1892.

Keuten, J.: Die Kernteilung der Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. p. 215—235. T. XI. 1895.

Krassilstschik, J.: Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma. Zool. Anz. V. Jahrg. p. 426 u. 612. 1882.

Plenge, H.: Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern. Verhandl. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. 6. Bd. 3. Heft. 1899.

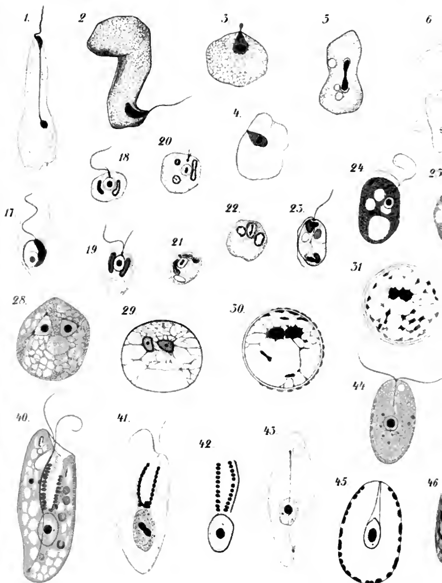
Prowazek, S.: Protozoenstudien II. Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. XII. 1900.

—: Spermatolog. Studien. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. XIII. 1901.

—: Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. Österr. bot. Zeitschr. Nr. 2 1901.

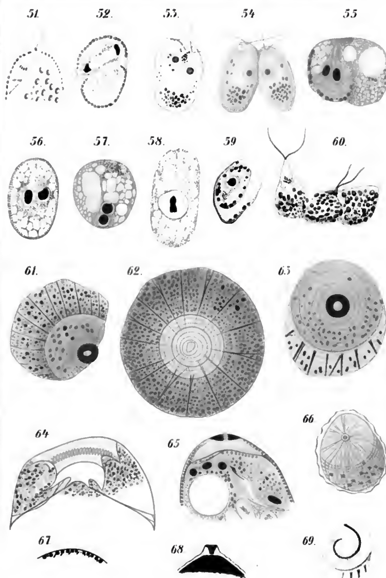
— Nachträgliche Bemerkungen zu dem Aufsatz. Ebenda Nr. 10.

Senn, G.: Bearbeitung der Flagellaten in Engler's und Prantl's Ordnungen des Pflanzenreichs.


1.
2
3
5
6
4.
20
18
24
17
22.
23.
19
21
31
28.
29
30.
44
40.
41.
43.
42
45
46

7 8 11 12 9 13 14 15 10. 16. 26 27 38. 37. 34 35. 36. 39. 32 33 49. 47. 48 50.

ischer del.



Prowazek gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

Schaudinn, F.: Über den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi n. g. n. sp. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1896.
—: Über das Centralkorn d. Heliozoen etc. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1896.
—: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud. Arb. aus d. k. Gesundheitsamte Bd. XVIII Heft 3. 1902.
Schneider, A.: Beiträge zur Kenntnis d. Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Supplement. p. 446 T. XXI. 1878.
—: Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Archiv f. Anatom., Physiolog. u. wiss. Med. J. Müller. p. 191. 1854.
Schulze, F. E.: Rhizopodenstudien V. Archiv f. mikrosk. Anat. 11. Bd.
Wager, H.: On the Eye-spot and Flagellum in Euglena viridis. Journ. of t. Linnean Society XXVII 1899—1900.
Wasielewski, v. u. Senn, G.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hygiene Vol. 33 p. 444 u. 472. 1900.

Figurenerklärung.

Tafel V.

Fig. 1. Mastigamoeba mit einem „zerdehnten Kern".
Fig. 2. Mastigamoeba in Bewegung.
Fig. 3 u. 4. Dslb. Einziehung der Geißel.
Fig. 5. Dslb. Teilung.
Fig. 6 u. 7. Cercomonas longicauda. 7 mit Jodjodkalium behandelt; periphere Körnchen färben sich weinrot.
Fig. 8—16. Monas guttula-Varietät.
Fig. 10. Eigenartige Umbildung des Innenkörpers (Halbmondform).
Fig. 12—16. Teilungsstadien.
Fig. 17—23. Marine Bicosoeca mit den eigenen „Chromidien".
Fig. 20—23. Teilungsstadien.
Fig. 24—33. Monas vivipara.
Fig. 25—27. Teilungsstadien.
Fig. 28—31. Kopulationsstadien.
Fig. 32 u. 33. Cysten.
Fig. 34 u. 35. Oberer perforierter Teil der Cystenumhüllung.
Fig. 36—39. Bodo.
Fig. 39. Teilung; ein etwas schiefer Schnitt.
Fig. 40—43. Chilomonas paramaecium.
Fig. 41. Zerteilung (?) des Innenkörpers.
Fig. 44—48. Polytoma uvella.
Fig. 45—48. Eigenartige Strukturansbildung im Alveolarsaum.
Fig. 49. Analoge Bildungen bei Glaucoma. Der Kern besitzt im Innern ein sehr zartes Gerüst, während peripher viel dunklere Chromatinkrümelchen liegen, die sich schwer weit differenzieren lassen. In manchen älteren Cyclidiumkulturen sammelte sich dieses krümelige Chromatin zu wenigen mäanderartig geschlungenen Schleifen peripher an.
Fig. 50. Polytoma uvella-Teilung mit „Zwergzellenbildung".

Tafel VI.

Fig. 51 u. 52. Polytomateilung.
Fig. 53—58. Polytomakopulation.
Fig. 59. Ausschwärmen aus der Cyste.
Fig. 60. Dreifache monströse Polytomakopulation.

Anhang. Fig. 61—69. Vorticella microstoma.
Fig. 61—63. Vor der Cystenbildung von oben Peristomsaum geschlossen.
Fig. 62. Von unten; central ist der Stiel angeschnitten.
Fig. 64. Teilweise zusammengezogenes Peristom; spiralig strukturiertes Peristomband im Peristomsaum.
Fig. 65. Oberer Peristomteil vor der Encystierung; Längsschnitt.
Fig. 66. Cyste.
Fig. 67. Querschnitt durch den Alveolarsaum mit den Cytophanen, darunter Anschnitte der Längsfibrillen.
Fig. 68. Fast fertige Cyste; oberer Teil; Cystenpfropf und dessen Genese.
Fig. 69. Teil der Peristomrinne; schiefer Schnitt.

Alle Objekte sind mit Flemming'scher Flüssigkeit konserviert; in der Cori-schen Handcentrifuge centrifugiert; hier bis zur Einbettung behandelt, dann in Uhrschälchen mit erstarrtem Paraffin, in das eine Mulde gegraben wurde, gebracht, im Wärmeofen bis zum Abdunsten des Xylols (in Chloroform allein schwimmen die Objekte) belassen, dann eingebettet; 2—3 μ geschnitten. Heidenhain-Eisenhämatoxylin gefärbt. Homog. Ölimmers. $^1/_{12}$ Leitz ausgezogener Tubus. 17 mm. Mit Comp. Ocular. 8. Ausgenommen Fig. 6, 37, 40, 41, 44, 49, 50, 53, 54, 59, 60, Ocular. 4 (1000. Vergr.). Fig 6, 7, 32—35, 50, 53, 54, 60 lebende Objekte.

The Protozoan Nucleus.

By
Gary N. Calkins.

With 1 text-figure.[1])

The recent advances in biological research, especially along the lines of general physiology, as shown in life-histories of different forms, in experiments directed to the discovery of the secrets of fertilization, of irritability, and nerve response etc., have had the tendency to distract attention from the strictly morphological aspects of cell life. In a way this is the natural consequence of prolonged study of cellular structures. The metazoön cell is now fairly well known, the many variations in structure that occur are merely modifications of homologous parts present in all cells. The exact work of these various parts, and, above all, their relation to the essential functions which characterize living matter as opposed to non-living, are, in the main, conjectural, and it is time for the results of the cellular morphologist to be taken up and further advanced by the physiologist. For this work the egg-cell has been the main object of research; it has been compressed and pricked, cut into parts or shaken into fragments, treated with salts and poisons of various kinds, and the effect of these operations upon the well-known cell structures has been studied with most interesting and important results. For work of this character, however, the Protozoa are even better adapted than the egg cells. They are potentially permanent eggs whose development involves no complicated cell-differentiations or changes of function. They are endowed with all of the functions of living matter, usually in the least complex form, and as Verworn

[1]) page 222.

early pointed out, they seem to be in general the organisms par excellence, for physiological and experimental work. In this, however, there are two difficulties which for some time to come will probably deter students from making use of these organisms. In the first place, the techniqne involved in handling such small living organisms is somewhat special and difficult for many to acquire, although such difficulties may rapidly vanish with practice. In the second place a real difficulty is that the parts of the protozoan cell are by no means as well known as the analogous or similar parts in cells of the Metazoa, and as Hertwig remarks in his recent suggestive paper on Die Protozoen und die Zelltheorie (1902): „We need for our experiments a safe morphological interpretation of these parts.“ [1]) Here is at once the inspiration and despair of the stndent of Protozoa. Inspiration because the field for observation is practically unlimited; despair because there seems to be no such homogeneity among these forms as among the metazoan cells. In their elementary parts very few of them seem to be alike, and analogous, or possibly homologous, parts appear to act quite differently in different organisms. This apparent irregularity in protozoan cell structures leads some to abandon this group as hopeless, while others believe that we have not yet made sufficient progress to warrant generalizations. To me however, this lack of conformity is one of the most interesting and significant facts connected with the Protozoa. Here we find presumably homologous structures in all grades of complexity, from the highly differentiated parts almost as complex as the analogous parts in Metazoa, to the simplest elements in Protozoa. The opportunity offered by this variety for study of the specific function of such parts, thus seems better than in any one grade of complexity taken by itself.

Some of the fundamental processes of all cells, e. g. cell-division, are accompanied by a definite re-arrangement of certain of the cell-organs, resulting, in the Metazoa, in a fairly uniform and typical division-figure. In the Protozoa, various organisms present analogous division-figures which differ in complexity from simple combinations of chromatin with „achromatin“, and which can be called mitotic-figures only by a vigorous stretching of the term, to mitotic-figures which are almost as complicated as those of the Metazoa. With such manifold variations it is not at all unreasonable that we should look for a sequence of stages indicating a possible phylogenetic

[1]) page 35.

history of divison-fignres. Nor does the objection recently raised by Doflein (1900) that these figures vary at different periods in the life-history of the same organism, weaken the assumption that a phylogenetic snccession of mitotic figures has taken place in the past, and that certain stages in snch a history, are represented today by different types of Protozoa. It is scarcely to be expected that generalized organisms, snch as these under consideration, should have as definite and unchangeable forms of activity as the highly-differentiated cells of the Metazoa. Doflein's objection had already been met by Hertwig (1898) in the following words: „It requires little reflection to make clear why karyokinesis in a protozoōn shows a tendency to vary, while in Metazoa and plants it has such a constant character. In Protozoa, karyokinesis is fonnd in its first expression. A newly-forming process will not be as unchangeable as a process which has become fixed throngh long periods of activity in one direction. It will be much more easily affected by subordinate factors.“ [1])

Enumeration of the cell-contents of Protozoa involves a summary of all the cellular inclusions of plants and animals in general. Many of the strnctures found here are the waste products of cellular activity and are not characteristic of all protozoan protoplasm. In the present discussion I shall deal only with certain substances which may be found in one form or another throughout the entire group, viz. with (1) chromatin, which in Metazoa forms the characteristic chromosomes, and which in vegetative phases, may be the seat of formative activities; and (2) with so-called „achromatin“ a general term used here to designate the substance or substances of the cell which in Metazoa, form the material of centrosomes (?) and spheres, of linin reticulum and possibly, of nucleoli. In Protozoa these substances appear in widely different forms, and the resemblance is often obscure at different periods of cellular activity. In some cases they are nnited only at periods of division, being independent of one another in vegetative phases. For this reason it is advisable to discuss chromatin and „achromatin“ separately.

1. The Chromatin.

At the present time there is but little belief in Haeckel's assnmption that cells exist without nuclei, unless that assumption is modified to conform with a precise definition of a nuclens. If by

[1]) loc. cit. page 6.

„nucleus“ is understood a seat of formative activity located in certain substances of the cell, then it may well be probable that there are no cells without it. On the other hand if „nucleus“ is defined as a definite morphological structure consisting of certain definite parts, then Haeckel's assnmptiou of Monera or enucleate cells, is acceptable. In Protozoa all types of nuclei are found varying in complexity from diffused chromatin, which is distributed throughout the cell, to definite, formed nuclei, witb linin reticulum, chromatin granules, and, during division, with more or less definite chromosomes. There is a good prospect that we shall ultimately be able to trace the course of a possible evolution of the higher type from the lower. We may consider the wide variations of the chromatin in Protozoa under the following captions: 1. Tbe karyosome; 2. The diffuse nucleus; 3. Tbe centronncleus, and 4. Nuclei of the metazoan type.

1. The Karyosome. Tbe simple mass of chromatin which is so frequently observed in nuclei of Protozoa is destined, I believe, to yield some very interesting results in connection with the phylogenetic history of nuclear structures. Solid or homogeneous nuclei, or „karyosomes“ have been frequently described, but witbin the last few years it has been shown in many cases, that the karyosome is not a simple homogeneous body but is formed of two different substances, one of which appears to be similar to chromatin of higher forms, the other resembling plastin or the nncleolar substance of metazoan uuclei. In its simplest condition sucb a karyosome is apparently devoid of a definite nnclear membrane, and appears like the homogeneous chromatin of many forms of reproductive bodies (e. g. spermatozoa, sporozoites, swarm-spores etc.). The naked condition of the karyosome is apparently not permanent and, as with a spermatozoön, a nuclear membrane may develop from its own substance. Positive observations of the cbromatin origin of the membrane were made by Schaudinn (1894) in connection witb the nuclear history of the rhizopod Calcituba polymorpha. Here the young nucleus appears as a homogeneons, deeply-staining body withont membrane, which is capable of many form-cbanges. These homogeneous uuclei become vacuolated by the absorption of fluids, and a reticulum is formed with fine chromatin grannles distributed throughout, the peripheral portion being resolved into a nuclear membrane. Schaudinn did not distinguisb two substances in the nucleus of Calcituba, but in the other forms of Protozoa in which the single karyosome is apparent, tbese parts have been clearly made out. Schneider, as early as 1881, described the nucleus of one of

the Coccidiida as spherical and containing in addition to the „nuclear sap", a great „nucleolus" formed of a dense cortical layer and a central alveolar portion. Many other observers have described the componnd karyosome in various organisms belonging to this same group. It colors so strongly with nuclear dyes as to appear homogeneons, but SCHNEIDER (1883), LABBÉ (1896), and SIEDLECKI (1898) agree that it is composed of at least two parts, an outer portion, thick and resisting in texture, and an inner granular part, which takes acid stains intensely. In other Sporozoa e. g. in Gregarinida (WOLTERS, MARSHALL, SIEDLECKI, CUÉNOT) and in some Heliozoa (Actinosphaerinm) more or less similar karyosomes may be found. In the case of Actinosphaerium the relation of the two different substances is different at various stages of development (cf. HERTWIG, 1898).

In these primitive nuclei therefore, there appears to be a definite substance different from chromatin and with a different staining reaction, yet which seems to be closely connected with the chromatin, even forming a connecting medium for the chromatin granules (SCHAUDINN 1902). HERTWIG (1902) assumes that it may be interchangeable with chromatin or that it may be the material out of which the chromatin is formed.[1]) One specific function of this enigmatic „achromatic" substance may be the kinetic activity of division, an interpretation which finds its strongest support in SCHAUDINN's observations on the nucleus of Coccidium schubergi (1900) (cf. page 222).

2. The Diffuse Chromatin. The observations on the composition of the compound karyosome furnish a clue, I believe, to the interpretation of the recent discoveries on Cyanophyceae and bacteria. In connection with the latter gronp it has been generally considered, after the observations of WEIGERT (1887), BÜTSCHLI (1896) and others, that a definite morphological nucleus is absent and that the chromatin, in granular form, is distributed throughout the cell, a condition which led BÜTSCHLI (1890) to assume that, like a spermatozoön the bnlk of the cell is composed of nucleus. In later publications he has apparently abandoned this view and in 1896, 1898 and again in 1902, has called attention to a structure in Cyanophyceæ (Nostoc 1898, Anabæna? 1902) and in some bacteria (Spirillum volutans etc.) which apparently retains the scattered chromatin granules, and which (in Cyanophyceæ) acts like a division-center during cell increase (1902. See fig. 1, F). BÜTSCHLI has called this the Cen-

[1]) loc. cit. page 16.

tralkörper. Hertwig (1902) regards it in part as the eqnivalent of a wide-spread (in Protozoa) intra-cellular, independent mass which he has called the „Chromidium“. In other forms in which the „chromidium“ occurs, Hertwig maintains that it is formed from chromatin (e. g. in Actinosphærinm). Bütschli's view seems to be more in accord with the facts in the majority of Protozoa. There is reason to believe, however, that the structure in qnestion is homologous with the compound karyosome of Coccidiida and Actinosphærium as described by Schaudinn (1900), Siedlecki (1898, 1899) and Hertwig (1898). In the nostoc Anabæna, as in Coccidium schubergi, the so-called Centralkörper acts as an organ of division, and compares favorably with the division-center in flagellates and rhizopods. The chromatin is closely applied to the division-center (fig. F) and a division-figure results which is strikingly similar in appearance to that of certain gregarines (compare fig. J). Bütschli finds a somewhat similar central body in bacteria of different kinds, but while undonbtedly wide-spread among the Schizomycetes, this strncture is apparently not nniversal, for Schaudinn (1902) has recently studied the division and spore-formation of a bacillus which he describes as Bacillus bütschlii and in which he was unable to find a sharply-defined „Centralkörper“.

Among the Protozoa, distributed or diffuse nuclei have long been known. In the case of Urostyla grandis, Bergh (1889) has described a diffuse condition of the chromatin during vegetative stages and a concentrated condition prior to division. This aggregation before reproduction does not appear to be the case with many Foraminifera and Coccidiida where the concentration is apparently a vegetative condition, and distribution the antecedent phase of reproduction. In many of the Foraminifera, as among the Coccidiida, this phase of distribution is of short duration, but in one case at least, the microsphæric form of Polystomella (Schaudinn 1895) the period of distribution is „very long“. In these cases the chromatin granules do not re-collect about a division-center or to form a componnd karyosome (See howewer Coccidinm schubergi) but remain separated and sooner or later become the nuclei of daughter-cells. In other words this is a method of nuclear division in which the potency of the division-center as an attraction-center is apparently lost, and the chromatin, strictly speaking, is not „distributed“. With the flagellate Tetramitns chilomonas, the conditions are reversed; here the chromatin granules are distributed throughout the cell during vegetative periods, but are collected subsequently

about a division-center, and in this aggregated condition they divide into equal groups (CALKINS 1898, 1901, see fig. H). The figure of this dividing nucleus is very similar to that of Coccidium schubergi (cf. figures G and H). Here therefore is an undoubted diffused nucleus which, at periods of division, is a centronucleus according to BOVERI's definition. There is but little difference between the combination of chromatin and „achromatin“ of the nucleus in Tetramitus at periods of activity, and the compound karyosome of Coccidium schubergi or of C. lacazei. The former nucleus has no membrane while in the Coccidia mentioned, membranes are present. Intermediate stages leading to the permanent centronucleus may be observed in many of the flagellates. In Chilomonas cylindrica, for example, the nucleus consists of division-center and chromatin granules which, without a definite membrane, are retained in proximity to the attraction-center (see fig. I). Again there may be a delicate membrane and a more definite shape to the nucleus. Finally the so-called „typical nucleus“ of the Protozoa — the centronucleus — consisting of chromatin granules, linin reticulum, division-center and distinct permanent membrane, may be found in many families of the Mastigophora and Rhizopoda (cf. CALKINS 1898 and 1901).

3. The Centronucleus. BOVERI (1901) defined the centronucleus as a nucleus containing a cytocenter (division-center) either in diffuse or concentrated form.[1]) In Protozoa, especially among the Mastigophora, and very clearly in the family Euglenidæ, various forms of the centronucleus may be found. In some the connection of division-center with the chromatin is not very close and a condition almost like that of the diffused nuclei results (some species of Trachelomonas). In others the chromatin is retained by a nuclear membrane and the division-center is a definite body and permanently intra-nuclear. A similar nucleus appears in some rhizopods (e. g. Amœba crytalligera SCHAUDINN 1894), in the micronucleus of Paramœcium (HERTWIG 1896), and in the schizont of Coccidium schubergi. in short, it appears to be widely distributed throughout the entire sub-kingdom. In the type represented by these forms, the division-center is a homogeneous body; in other forms of centronuclei, however, the division-center is diffuse and the chromatin granules are distributed on a linin reticulum (most Heliozoa, Amœba proteus, and macronuclei of some Infusoria e. g. Spirochona gem.). In the majority of these forms at the period of division, the

[1]) loc. cit. page 206.

chromatin does not form definite chromosomes but the granules separate into two equal groups which accompany the daughter-halves of the division-center. Many of these nuclei show an advance „however" from the type of Englena, and the chromatin at the time of division, gives some evidence of chromosome formation. Thus in many nuclei there is a definite spireme formation (micronuclei of Infusoria Bütschli, Maupas, Hertwig, Hoyer and Bergh); in Heliozoa, Schaudinn; in rhizopods (Euglypha Schewiakoff); in Radiolaria (Borgert 1900) and in some Dinoflagellates (Lauterborn 1895), and small uniform, round or rod-like chromatin elements become arranged in a nuclear plate. In some few cases there are definite chromosomes (Aulacantha scol.) consisting of granules closely approximated and which, as in Metazoa, are formed by division during the spireme stage (Borgert 1900 page 217). In this case the chromosomes, again as in Metazoa, are connected by linin threads.

4. Nuclei of the Metazoön Type. According to Boveri's distinction (1901) the „nucleus" is distinguished from the centronucleus by the fact that the division-center is no longer inside of the nuclear membrane. In the majority of Protozoa the nuclear membrane is retained during nuclear division. It is known to disappear however, in certain well-anthenticated cases, viz. in „multiple division" of Foraminifera and Sporozoa, in Acanthocystis (Schaudinn 1896), in Aulacantha (Borgert 1900), and, in part, in Noctiluca (Calkins 1898). The cases of „multiple division" belong obviously to more primitive nuclear forms but in all of the others mentioned, the membrane, as in the majority of Metazoa, disappears during mitosis thus permitting the union of chromatin and division-center. In Aulacantha, the division-center is apparently intra-nuclear. In Acanthocystis the resting nucleus contains granular chromatin distributed upon a linin reticulum. A spireme is formed and chromosome-like granules, similar to those in Actinosphærium (see Hertwig 1898) become arranged in a nuclear plate. A definite bi-polar spindle makes the mitotic figure strikingly similar to those of Metazoa.

In Noctiluca the nucleus presents still another type of structure. Here, in vegetative conditions, the chromatin is massed in from nine to eleven large karyosomes. Unlike the componnd karyosomes of Foraminifera and Sporozoa, there is no trace in these of oxychromatin. A linin reticulum is described by Doflein (1900). When ready for division, the large karyosomes break down into groups of granules which become finer and finer and more and more distributed, until ultimately, the entire nucleus is filled with minute

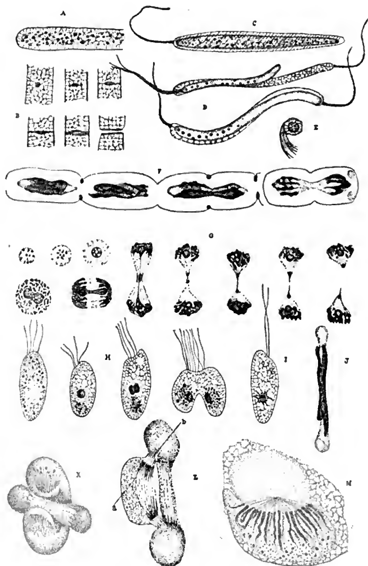
chromatin elements, similar in size and appearance to the chromatin of a diffused nucleus. At this stage, differential staining brings out the chromatin granules with vivid clearness. These next collect in lines which are oriented radially to the central-spindle of the division-center. The nucleus becomes drawn out and doubled over in characteristic horse-shoe form, while the central-spindle occupies the part corresponding to the hollow of the horse-shoe (fig. K.) The lines of granules forming the chromosomes become more compact by fusion, and division follows. This is accomplished through the agency of mantle-fibres connecting with centrosomes in the daughter-spheres (figures L and M). After separation of the daughter-nuclei the chromatin granules re-collect to form the large karyosomes.

(Text-figure see following page.)

Briefly summarizing the above account of the chromatin in these primitive forms we find that it may appear: 1. as granules upon a large division-center (Centralkörper) in the lowest types of living things (bacteria, Cyanophyceæ); 2. as a homogeneous peripheral mass surrounding a central division-center (Foraminifera? Sporozoa); 3. as granules distributed throughout the cell without reference (except during division) to the division-center (Tetramitus chilomonas); 4. as granules permanently aggregated, with or without a membrane, about a minute and compact division-center (Chilomonas cylindrica, the majority of Mastigophora, micronuclei of Infusoria, many Rhizopoda); 5. as granules distributed throughout the nucleus upon a diffuse intra-nuclear division-center the substance of which may form the whole or part of the „linin" (Actinosphærium, Actinophrys, Euglypha etc.); 6. as granules distributed throughout the nucleus on a linin reticulum, and connected with the division-center only during mitosis (Sphærastrum, Acanthocystis, Noctiluca, Aulacantha). In 5 and 6 the granules undergo partial or complete fusion at periods of division, to form spiremes and chromosomes of more or less primitive form.

II. The „Achromatin" (Division-center).

The so-called „achromatin" which in one form or another is connected with nearly all Protozoan nuclei, plays a very important rôle in the comparative study of nuclear structures. In the form of a definite body it is prominent in nuclear division and appears to be the center of mitotic activity. At other periods it is diffused throughout the nucleus or even in the cytoplasm from where it is



Types of Protozoan nuclei.

A. Bacillus bütschlii. B. The same, showing the divison of the Zwischenkörper. C. Rhabdomonas rosea. The chromatin granules are distributed throughout the substance of the division-center (Centralkörper). D. Two specimens of Spirillum volutans. In the upper one the division-center is contracted away from the cytoplasm. E. A small „sulphur-bacillus". F. Division-stages of a fresh-water Nostoc (Anabæna?). G. Formation and division of the nucleus of the schizont of Coccidium schubergi. H. Tetramitus chilomonas; vegetative and division phases. I. Chilomonas cylindrica, the nucleus is without membrane. J. The dividing nucleus of a species of Clepsidrina K. Noctiluca miliaris, the metaphase. L. The same: section through division-center and nucleus in the anaphase. M. Section through a dividing nucleus of Noctiluca in a plane represented by the line a—b on figure L. (A, B and G after Schaudinn; C, D, E and F after Bütschli; H, I, J, K, L and M after Calkins.)

collected at periods of division to form again a more or less clearly-defined division-center. While the forms assumed by this „achromatic" substance may thus differ widely from one another, there is sufficient evidence, I believe to indicate their homology.

In the majority of forms there is little evidence on the whole, of the function of the so-called „achromatic" portion, but in one or two cases its history has been followed by careful observers, and we are justified in assuming, for the present at least, that the majority of these types conform to the few that are better known. I wish to call attention primarily to the division-center in Coccidium schubergi and in Anabæna, the former as worked out by SCHAUDINN (1900) the latter by BÜTSCHLI (1902).

The chromatin in the sporozoite of Coccidinm schubergi is in the form of granules distributed on a linin network (fig. G). As the cell grows the chromatin „collects about a central, diffuse, slightly refractive substance which is less colorable than the chromatin" [1]); and with this central body it ultimately forms a compact karyosome consisting of a core of „plastin" and a peripheral rind of chromatin. As this stage it is similar to the karyosome of KLOSSIA (cf. SIEDLECKI 1898). Schizogony is effected by binary division of the nucleus, not as in C. lacazei and Adelea (cf. SCHAUDINN 1902) by multiple division. As in the flagellate Euglena viridis (cf. KEUTEN 1895), division is brought about by the halving of the two substances, the „nucleo-centrosome" of Euglena being represented here by the core of the karyosome. When this divides, a dumb-bell shaped division-center („netrum" of BOVERI) results. The chromatin is massed about the two daughter-halves of the central body and division is completed as in the usual type of flagellate nuclei. An interesting exception to the flagellate type is the presence of a distinct Zwischenkörper which is apparently formed from a part of the division-center and which we find again at the point of division of bacteria (cf. figures B and G).

A very different process takes place in later stages of the same sporozoön. At the maturity of the merozoite, the division-center becomes more and more indistinct, the nuclear membrane disappears, and the chromatin granules, in filamentous form, migrate to the periphery of the cell. Here many nuclei of the future microgametes are formed, all, apparently, without a division-center. In macrogamete formation the division-center also disappears in like manner. Coc-

[1]) loc. cit. page 226.

cidium schubergi differs in this respect from the allied forms C. lacazei and Adelea where the division-center persists and is carried through to the gametes, disappearing only after fertilization. Schaudinn and Siedlecki regard this disappearance of the division-center as a kind of maturation process analogous to polar-body formation and reduction in Metazoa. The significance of this process as well as the significance of the origin of the division-center, remains obscure.

The process of division in the nostoc Anabæna is characterized by structures which are probably homologous with the division-center of the Sporozoa (compare figures G, F and J). Here the chromatin is massed about a central „achromatic" portion which divides, carrying equal parts of the chromatin striæ to the poles of a clearly-marked division-center (Bütschli 1902).

Bütschli considers the „achromatic" portion of the nostoc nucleus homologous with the Centralkörper of the bacteria (1890, 1896 and 1902). In his latest contribution he gives conclusive evidence that this is a distinct structure of bacteria and not an artefact as suggested by A. Fischer (See fig. D). *In these forms therefore, while there is no semblance of a mitotic figure, the relations of the chromatin to the central mass and the presence of a distinct Zwischenkörper lend force to the view advanced above that the central mass in bacteria is to be classed with the „plastin" portion of the compound karyosome of Sporozoa, and through this, with the division-center of flagellates and the mitotic spindle of Metazoa.*

In types of Protozoa other than the Sporozoa there is the greatest variety of division-centers. Some are permanently intra-nuclear (the majority of Mastigophora, Infusoria and Rhizopoda); others are permanently outside the nuclear membrane as in the majority of Metazoa (Heterophrys, Sphærastrum, Paramœba and Noctiluca); still others are sometimes intra-nuclear, sometimes extra-nuclear (Tetramitus, Actinosphærium, Acanthocystis).

A. Intra-nuclear Division-centers.

These centers of dividing activity have been found in all groups of Protozoa, and for a long time were regarded as nucleoli comparable to nucleoli of higher types of cell. In the majority of Flagellidia it is a clearly-defined body and is easily distinguished from all other structures of the cell. Its changes of form, which can be followed without difficulty in almost any species of Euglena, were

first made out by Blochmann (1894) and Keuten (1895). It divides while within the nuclear membrane and surrounded by chromatin granules. When the chromatin heap is equally divided and the daughter-masses are collected around the daughter-halves of the division-center, the latter remain connected for some time by a thin strand of the same substance. The division-figure, although non-fibrillated and intra-nuclear, thus corresponds roughly to the anaphase of a metazoan mitotic figure, the single strand of connecting substance corresponding to the central-spindle.

The definite form of the intra-nuclear division-center of the Euglenidæ is by no means present in all types in which an intra-nuclear division-figure occurs. In many cases indeed, there is very little evidence of it, at least in the vegetative phases. It becomes difficult to see in the micronuclei of Infusoria, in some Rhizopoda, and in the Heliozoa Actinosphærium and Actinophrys.

In the micronucleus of Paramœcium, according to Hertwig (1895), there is a so-called „nucleolus" which disappears during mitosis, its substance being used to form the „pole-plates" and the intra-nuclear connecting strand. An interesting feature of this strand is that at one period it becomes fibrillated while the extremities remain so throughout. In other forms with characteristic pole-plates (e. g. in Spirochona, Kentrochona, Actinosphærium, Euglypha etc.) there is no homogeneous intra-nuclear body which is known to give rise directly to these peculiar accumulations of „achromatic" substance. In all such cases however, it is generally believed that the pole-plates arise from material inside the nuclear membrane and not from the chromatin (See in this connection Hertwig 1895, Schewiakoff 1888, Brauer 1894, Doflein 1896, etc.). In all of these cases there are distinct fibres evidently of the same substance as the pole-plates, and upon which the chromatin granules are suspended. In most of them again there is, at certain periods, a so-called „nucleolus" which is known to stand in some relation to the pole-plates and the spindle fibres. While not established, it is not at all improbable that this enigmatic „nucleolus" is, in part, analogous to the division-center of Euglena and its allies, but here it becomes less conspicuous and diffused more or less about the nucleus, perhaps as a linin reticulum, perhaps as a substance without recognizable structure when inactive.

B. Extra-nuclear Division-centers.

There are comparatively few cases among the Protozoa where the division-center is permanently outside of the nuclear membrane.

In Metazoa, on the other hand, the extra-nuclear position is usual while the intra-nuclear position is rare. There is considerable reason, therefore, for considering those cases in Protozoa which conform to the metazoan type, as indicative of certain stages which may have been passed through in the evolution of the complex mitotic figure in higher animals and plants.

In Heliozoa there is frequently a cytoplasmic granule which occupies the center of a clearly-defined astral system. This central granule, first observed by GRENACHER (1869) in Acanthocystis, was shown by GREEFF in the same year to be connected by fibres with the pseudopodia. When its division was observed (first by SASSAKI 1893, in the marine genus Gymnosphæra) its similarity to the metazoan centrosome and radiating fibres (a comparison first pointed out by BÜTSCHLI 1892) became still more apparent. Finally the homology was completed through the careful observations of SCHAUDINN (1896) on Acanthocystis and Sphærastrum, observations which demonstrated for the first time that the daughter-halves of the Centralkorn form the poles of a bipolar mitotic figure. In Sphærastrum the large corpuscle, like many intra-nuclear division-centers, shows a definite alveolar structure, and like these again, it divides to form a dumb-bell shaped structure with an elongating connecting strand. The entire astral system divides with it, and, as in Metazoa, when the centers are separated by some space, the chromatin first works into the characteristic position in the nuclear plate. Were it not for the astral system and the extra-nuclear position, this central granule would conform, both in structure and function, to the intra-nuclear division-center of Mastigophora.

In Noctiluca miliaris the process of division conforms still more closely to the metazoan type, for not only is the division-center permanently extra-nuclear, but, at certain periods, distinct centrosomes (centrioles of BOVERI) appear in it, and these, in turn, form the foci for a second set of fibres, the mantle-fibres, connecting the centrosomes with the chromatin. Unfortunately there is a difference of opinion concerning these structures in Noctiluca. ISHIKAWA (1893, 1898) and CALKINS (1899) described distinct centrosomes; the latter showed that these were connected by mantle-fibres with the chromosomes and that the nuclear membrane between spindle and chromosomes disappears, although it is retained at other points. DOFLEIN (1900) on independent observations criticized these results in detail and gave quite a different account of spindle and chromosome-formation. After renewed study of my preparations, I can find no

reason for altering my origiual interpretations, and am convinced that Doflein must have overlooked some important stages, especially those connected with division of the chromosomes, formation of the mantle-fibres, and the period of centrosome appearance (telophase). Some of these stages are represented in fig. M, which is a copy of an original figure which Doflein characterized as „schematic“.[1]) This criticism is entirely unwarranted for the original figure was drawn as faithfully to the object as is possible with a camera lucida and after careful study.[2])

On the outside of the nucleus in Noctiluca, in the cytoplasm, and close against the nuclear membrane, is a large, faintly-staining spherical mass which acts as a division-center. During the early stages of nuclear activity, the sphere divides into two similar halves, connected by a strand composed of fibres which are formed from the substance of the sphere. These fibres compose the central-spindle, and are homologous in every way with the central-spindle fibres of the usual type of mitosis in Metazoa (see fig. L). The nucleus then elongates in a direction at right angles to the ceutral-spindle, and at the same time it bends in the center in such a way that the central-spindle sinks into a depression in the nucleus, which surrounds it on three sides. In this way the nuclear plate is finally wrapped about the central-spindle in the form of an incomplete ring, a condition which obtains in all higher mitotic figures where the ceutral-spindle is present. The nuclear membrane then disappears in that part of the nucleus which is turned towards the central-spindle, while it is retained unbroken in all other parts of the nucleus. Thus the chromosomes, as in the higher types, are brought in contact with the central spindle fibres. They then split longitudinally, and through the agency of mantle-fibres are separated into two equal groups, each group drawn towards its own daughter-sphere. Within the sphere the fibres are focussed in a centrosome, which, at this period, can be demonstrated with the greatest ease. The division is finally completed by the separation of the remainder of the nucleus and the re-formation of the daughter-nuclei, while

[1]) loc. cit. plate 111. fig. 38.

[2]) The section from which the drawing was made, is, unfortunately, rather thick and hardly suitable therefore to photograph for purposes of reproduction here. I have finished photographs of the section however which show the chromosomes, mantle-fibres and centrosomes in one plane and sufficiently distinct to demonstrate that I did not call upon my imagination to make fig. 38.

the chromosomes disintegrate into granules, which again form the large chromatin reservoirs characteristic of Noctiluca.

„As Ishikawa first pointed out, the centrosome within the sphere the mantle-fibres and their insertion in the chromosomes, the origin of the central-spindle from the substance of the sphere, are all features obviously common to the analogous structures in Metazoa" (Calkins, Protozoa, page 267).

C. The Relation of Intra-nuclear to Extra-nuclear Division-centers.

In regard to the relation between intra-nuclear and extra-nuclear division-centers, I have nothing to offer in addition to what I have recently written upon this subject. For the sake of completeness in the present paper I will quote a few paragraphs bearing on this aspect of the subject.

In view of the fact that the division-centers are in some cases extra-nuclear and in others intra-nuclear, the question naturally suggests itself as to the connection, if any, between them. No one conversant with the facts will doubt that they are analogous structures, but that one has been derived from the other is not so obvious. Hertwig (1895) held that „these centrosomes of the egg-cell (echinoderms) are not specific cell-organs, but portions of the nucleus which have become freed from the chromatic nuclear substance". [1]) This view of the origin of the extra-nuclear kinetic substance in Metazoa is difficult to accept, and in forming it, Hertwig passed over too many questionable intermediate stages. There is considerable evidence, however, among the Protozoa, to indicate that Hertwig's conception has a basis of fact, and that the extra-nuclear division-centers arose from the intra-nuclear forms.

As indirect evidence of such an origin of the extra-nuclear division-centers, it might be pointed out that in all mitotic figures in which there is a central-spindle, a portion, at least, of the spindle substance is surrounded by chromatin, and may be said to be intra-nuclear in position. This is certainly the case in all Protozoa, and the relation of the extra-nuclear centers to the chromatin is particularly suggestive in the dividing swarm-spores of Paramœba, in Noctiluca, in Tetramitus, and in Actinosphærium, while, according to Schaudinn's observations, in two cases at least, there is positive evidence that the extra-nuclear centers originate in the nucleus (Acanthocystis, Oxyrrhis).

[1]) loc. cit. page 53.

In Paramœba (SCHAUDINN 1896) although the division-center (Nebenkörper) apparently plays no part in the nuclear division of the mother animal, its daughter-parts play the same rôle in division of the swarmspores as that of the intra-nuclear division-center of Euglena. In Noctiluca, the central-spindle, which is derived from the extra-nuclear divison-center, takes a similar intra-nuclear position during division of the nucleus, and when the nuclear membrane disappears in the adjacent portions of the nucleus, the kinetic substance may be said to be again intra-nuclear, although the centers of attraction are outside. In Actinosphærium, both BRAUER (1894) and HERTWIG (1898) explained the cytoplasmic accumulations (Protoplasmakegel) as coming from the nucleus, and HERTWIG pictured the outer mass and the inner achromatic substance as connected through openings in the membrane. Confirmatory evidence is also shown in other Heliozoa. In Actinophrys there is no extranuclear division-center, and SCHAUDINN (1896) interpreted the achromatic spindle-figure as nuclear in origin. A significant fact is that in Actinophrys the radiating axial filaments center in the nucleus, while in Heliozoa with a Centralkorn the radial axial filaments center in this extra-nuclear body. This indicates that in Actinophrys the attraction-center is within the nuclear substance and presumably in the „achromatic" substance.

The flagellate Tetramitus shows an apparently similar division-center. During the resting phases, the chromatin is distributed throughout the cell, while an indefinite „achromatic mass" appears to be in direct connection with the cytoplasmic reticulum. Immediately before division, however, the chromatin granules collect about this body, and then, save for the absence of a membrane, the aggregate resembles the nucleus of Euglena. Division takes place as in Euglena, the intra-nuclear division-center dividing first. After division the chromatin granules again disperse and the division-center becomes again cytoplasmic (see fig. H).

Still more convincing evidence is shown by the history of the division-centers of Acanthocystis and the flagellate Oxyrrhis marina SCHAUDINN (1896). Acanthocystis has a permanent extra-nuclear division-center which divides and forms a complete spindle. Like Paramœba this heliozoön reproduces by swarm-spores; the division-center, however, takes no part in their formation, but remains intact while the nucleus divides without mitosis. The buds therefore, contain no portion of the original material of the division-center, nor is there any evidence in them of such a center until about the

fifth day. At this time Schaudinn found a Centralkorn within the nucleus of each swarm-spore, which passed later through the nuclear membrane and into the cytoplasm, where it developed into the well-known division-center of the adult Acanthocystis.

The extrusion of the kinetic substance of the nucleus which thus takes place under normal conditions in Acanthocystis can be brought about in Oxyrrhis marina, as Schaudinn has demonstrated, by placing the flagellate in an abnormal medium. Ordinarily this form has an intra-nuclear division-center like that in Euglena, but if it is transferred to a more dilute salt solution, the substance of the division-center is forced out of the nucleus and into the cytoplasm, where it swells to many times its usual size and may even divide outside of the nucleus, forming a large spindle in the cytoplasm (Calkins, loc. cit. pages 268—272).

III. General Considerations.

In all mitotic figures, whether in plant or animal cells, or in Protozoa, there are two substances, chromatin and „achromatin"; the former is generally supposed to be the primary agent of heredity, while the other, in part at least, is used to form the mechanism by which the chromatin is equally divided. The spindle-figure and the chromosomes have a more or less independent antecedent history and, although there is a general agreement throughout widely separated classes and phyla of animals and plants, there are also many deviations from a common type. It is not improbable that the phylogenetic development of the chromatin did not keep pace with that of the „achromatic" structures, and we might well expect to find occasional complex spindle figures accompanying relatively simple chromatin differentiations and vice versa. Such discrepancies in development are certainly common among Protozoa.

The chromatin, in addition to being the recognized agent in heredity, is also generally recognized as the center of formative changes in the ordinary vegetative activities of cell life. Recent observations have been interpreted to show that it is the seat of oxidative processes and the direct agent in metabolism. These various supposed functions of the chromatin are, in large part, inferential, and there are no observations to show whether it alone is the center of these various activities, or whether it plays the part of middleman in the cell. I do not know whether it is possible to determine such a point. There is some evidence in favor of the

view that it is only a go-between in the cell. HERTWIG has recently (1902) called attention to the fact that chromatin in Protozoa may become diffused outside of the nuclear membrane and that in some cases, this process may continne until the entire chromatin contents of the nucleus are thns disseminated throughout the cell (starved Actinosphærium). Similar extrusions were mentioned in cases of monothalamous and polythalamous (SCHAUDINN 1902) Foraminifera. HERTWIG gives a special name — chromidia — to the masses of chromatin which are thus diffused, and he believes that this process represents a retnrn to ancestral or primitive nnclear conditions. He further believes that the most primitive forms of cells might have been „Monera" in which the chromatin existed in the form of a „chromidial net", and the nncleus of bacteria is interpreted as a permanent chromidial net. It is possible however, that this phenomenon may mean nothing more nor less than excessive activity of normal vegetative processes, and may be without morphological significance. It is well known, of course, that there are „pseudochromatins" in the cytoplasm and that they arise from the nucleus. A single example from the metazoan egg-cell will illustrate. The „yolk-nucleus" according to many observers, arises at the nuclear membrane and the grannles composing it are considered to be the metamorphosed chromatin (VAN BAMBEKE, HENNEGUY and CALKINS) or products of chromatin activity (CRAMPTON). In all cases the center of activity is the nucleus and the mass of granules might pass for a „chromidium". Again, in secreting cells, there is a considerable resemblance between the products of nnclear activity, and the „chromidial net". In the case of kidney cells R. S. LILLIE (1902) states „Under high magnification it is seen that the nncleus of the tnbule cell remains comparatively clear and uncolored, and that the coloration of the cytoplasm is diffuse, hut *typically deeper in the immediate neighborhood of the nuclens than elsewhere* — a clear indication that oxidations are especially active at the nuclear surface".[1]) While these observations do not prove that the chromatin is the seat of oxidative processes, they indicate that snch processes are most active in the vicinity of the nucleus, due perhaps to the presence at this region of the so-called „oxidative ferments" helonging to the group of nncleo-albumins which show all grades of chemical composition hetween alhumin and chromatin. It may well be that the so called „chromidium" in Protozoa can

[1]) page 418.

be interpreted as some such element of the cell, having, no doubt, an important rôle in general metabolism, but, appearing only at certain stages of physiological activity, without much value in phylogeny. If chromatin in this condition has some such function it may be considered a middleman in cellnlar economy, and we must look for the source of the power that will bring it together again in the nncleus, or that will create new chromatin to take its place. We are ignorant of any such possible source of power unless it lies in the chromatin itself which is difficult to conceive, in the cytoplasm, or in the substance which is generally recognized as the seat of kinetic energy in the cell. At all events we are not justified in assuming, without further evidence, that the chromatin is in ultimate control of the living cell. We say that the spindle-figure is a mechanism by which the chromatin is equally divided. Whence comes the power by which the spindle-fignre itself is formed? and in what substance does this power lie? If we conclude that the seat of formative activity lies in chromatin, we may with equal right say that the seat of division activity or kinetic activity, lies in the substance of the mitotic figure (cf. Boveri 1901). There is a widespread difference of opinion regarding the centrosome and its accompanying structures in the metazoan cells, and it is extremely questionable whether the substance of these structures exists permanently from one cell-generation to another. The latest researches in the field of experimental embryology, especially those of Wilson (1901) indicate either that the substance of such structures is distributed throughout the cell, ready to be concentrated into centers of activity, or that the general cytoplasmic substance can be metamorphosed into such definite structures. The facts in Protozoa appear to offer the strongest support to the former hypothesis, viz. that there is a definite substance — „kinetic substance" — which is distributed throughout nucleus and cytoplasm of animal and plant cells. In an earlier paper (1898) I suggested the possibility of an independent substance in primitive cells, a substance distinct from chromatin, with its own characteristics and with different functions in the cell from those bound up with chromatin. This „substance" was identified as the same in character as Boveri's archoplasm or Strasburger's kinoplasm and it was argued that, as the nucleus has changed and grown complex in evolution, so has the original archoplasmic substance. Recent studies, by various observers on these lower forms, have strengthened this point of view.

In the lowest forms the „archoplasmic" substance or the „divi-

sion-center", occupies a relatively large proportion of the cell. Thus in bacteria the so-called „Centralkörper" may be interpreted as a division-center of relatively large size and with chromatin granules embedded in it. In Cyanophyceæ the division-center is still large but the chromatin is more massed and appears relatively abundant. In Foraminifera and Sporozoa the chromatin becomes still more massed about the division-center, os fuses with it to form a compound karyosome. In the flagellate Tetramitus the chromatin is diffused throughout the cell while the division-center is a relatively small structure with perhaps a temporary function for the chromatin is massed about it only during division. In the typical centronucleus the division-center is quite distinct, concentrated, and surrounded by granular chromatin. In higher types such as the Heliozoa, the substance of the division-center becomes diffused throughout the nucleus, re-collecting at periods of division to form the characteristic pole-plates and the intra-nuclear spindle. A still later stage in evolution is shown in those cases where, as in Actinosphærium, a portion of the nuclear contents emerges from the nucleus to form a division-figure in the cytoplasm (HERTWIG 1898). In the Heliozoa, the division-center may remain either intra-nuclear (Actinophrys) or extra-nuclear (Sphærastrum), or it may arise in the nucleus and migrate to the cytoplasm (Acanthocystis). In these cases the division-center is comparatively small and similar to the division-center of Mastigophora. In Noctiluca, however, the substance of the extra-nuclear division-center, or archoplasm, becomes much diffused until great characteristic spheres are formed in which compact and definite centrosomes appear at certain periods of mitosis. Here also, the substance of the division-center becomes differentiated into central-spindle and mantle-fibres and the chromosomes as in Metazoa, are wrapped around the division-center forming a ring in the middle of the division-figure. At this stage of evolution, the mitotic figure is practically the same as those of many Metazoa and the large size and diffused condition of the division-center in Noctiluca is particularly significant. We may carry the hypothesis still further by the assumption that in Metazoa the extra-nuclear archoplasm becomes more and more diffused until its substance is found in all parts of the cell, to be collected and concentrated on the stimulus to division.

It is possible also, that the extra-nuclear division-centers were not derived from a previous intra-nuclear condition, but that forms like Noctiluca came directly from intermediate stages like Tetramitus and through forms like Paramœba. The conditions in the latter

case are extremely interesting as indicating the possible method of origin, not only of the extra-nuclear division-center, bnt also of the dimorphic nuclei of the Infusoria. The macronuclens of these forms is rich in chromatin bnt has apparently only a limited function in the cell. When disintegrated after conjugation it is replaced by a new macronucleus which is derived from the micronucleus. It is the latter therefore, that constitutes the most essential nuclear element of the infnsorian cell. It is a matter of no little significance furthermore that we find in this nucleus a clearly-defined division-center and a mitotic figure at periods of division. In the usual macronucleus, on the other hand, there is no division-center nor mitotic figure, and, in the majority of cases, division is direct. Of the dimorphic nuclei it is the micronucleus therefore that appears to be the equivalent of the compound karyosome in more primitive types. It should be considered the true nucleus of the cell while the macronuclens might well be regarded as the equivalent of HERTWIG's „chromidium“ or chromatin which has not lost its original chromatin characteristics except in the fact that it is no longer connected with the division-center. Phylogenetically the dimorphic nuclei may have been derived from more primitive forms in which the chromatin and division-center became independently segregated. We find an instance of this in *Paramœba eilhardi*, where the nucleus of the cell is separated from the division-center (*Nebenkörper*). The latter however is apparently not devoid of chromatin (See SCHAUDINN 1896) and resembles the micronuclei of Infusoria in this respect. Another example is seen in the gamete formation of *Coccidium schubergi* (SCHAUDINN 1900) where a small amount of chromatin remains connected with the division-center after the bulk of chromatin has migrated to the cell-periphery. The micronucleus may have originated in some snch way as follows: the beginning may be looked for in the diffused nncleus where chromatin grannles were connected, at the period of division, with the division-center. After division the latter retained some of the chromatin about itself while the remainder, possibly as a „chromidium“, formed a separate mass. This is practically the stage represented by Paramœba and the condition in the infusoria may be conceived if we assume that each of the chromatin-groups acquired a membrane and the particular characteristics of macro- and micronuclei. As some macronuclei contain division-centers it must be further assumed that some of the substance of the division-center is retained with the chromatin to form the macronucleus.

A word or two in conclusion concerning the physiology of diffusion. According to the theory of ions in chemico-electrical activity, an increased effect is brought about by increased surface. Chromatin would, therefore, show its greatest functional activity when in the diffused granular state. This is the condition of the chromatin in all higher types of cells, for after division, it is distributed in the form of granules throughout the entire nucleus. The same is true of the distributed nuclei of Tetramitus and bacteria. At times of division the chromatin re-collects about the division-center thus forming the equivalent of the compound karyosome. The force of attraction which the division-center has for chromatin must be very powerful. A single instance of the force exerted may be cited in the case of Coccidium schubergi again, where the disintegrated division-center, on the outside of the macro-gamete, is the center of attraction for the micro-gametes, which are mainly chromatin, the gathering of the spermatozooids not taking place until disintegration has occurred (See Schaudinn 1900).

Columbia University, New York City, Sept. 1. 1902.

Litteraturverzeichnis.

Bergh, R. S. (1889): Recherches sur les noyaux de l'Urostyla grandis et de l'Urostyla intermedia, n. sp. Arch. Biol. IX. p. 497.

Blochmann, F. (1894): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Cent. XIV.

Borgert, A. (1900): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. XIV. Heft 2.

Boveri, T. (1901): Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jen. Zeit. XXV, 1—3.

Brauer, A. (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megaloceph. Arch. f. mikr. Anat. XLII.

Id. (1894): Über die Encystierung von Actinosphaerium Eich. Zeit. f. wiss. Zool. LVIII. p. 189.

Bütschli, O. (1890): Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig.

Id. (1892): Über die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. Nat. Med. Ver. z. Heidelberg. IV. (N. F.)

Id. (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig.

Id. (1898): Notiz über Teilungszustände des Centralkörpers bei einer Nostocacee etc. Verh. d. Nat. Med. Ver. Heidelberg. VI.

Id. (1902): Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Arch. f. Protist. I.

Calkins, G. N. (1895): Observations on the Yolk-nucleus in the Egg of Lumbricus. Trans. N. Y. Acad. Sci. 1895.

Id. (1898): The Phylogenetic Significance of Certain Protozoan Nuclei. Annals N. Y. Acad. Sci. XI.

Id. (1899): Mitosis in Noctiluca miliaris. Journ. Morph. XV, 3.

Id. (1901): The Protozoa. New-York.

Crampton, H. E. (1899): Studies upon the early History of the Ascidian Egg. Journ. Morph. XV. Suppl.

Doflein, F. (1896): Über Kentrochona nebaliae. Zool. Anz. XIX.

Id. (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen, IV etc. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. XIV.

Greeff, R. (1869): Über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers. Arch. f. mikr. Anat. V.

Grenacher, H. (1869): Bemerkungen über Acanthocystis viridis Ehbg. Zeit. wiss. Zool. XIX.

Henneguy, F. (1893): Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. Arch. Anat. Phys. XXIX.

Hertwig, R. (1895): Über Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. XI.

Id. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eich. Abh. Bayr. Akad. Wiss. Math. phys. Cl. XIX.

Id. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protist. I.

Ishikawa, C. (1893): Über die Kernteilung von Noctiluca miliaris. Ber. d. Naturf.-Ges. z. Freiburg. VIII.

Id. (1899): Further Observations on the Nuclear Division of Noctiluca. Journ. Coll. Sci. Japan. XII, 4.

Keuten, J. (1895): Die Kernteilung von Englena viridis. Zeit. wiss. Zool. LX.

Labbé, A. (1896): Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidiés. Arch. d. Zool. exp. et gén. (3). IV.

Lauterborn, R. (1895): Protozoenstudien. Über Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella. Zeit. wiss. Zool. LIX.

Lillie, R. S. (1902): On the Oxidative processes of the Cell-nucleus. Amer. Journ. Phys. VII. p. 5.

Macfarland, F. M. (1897): Cellnläre Studien an Mollnskeneiern. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. X.

Morgan, T. H. (1896); The Production of artificial Astrospheres. Arch. f. Entwickl. II, 2.

Sassaki, C. (1893): Untersuchungen über Gymnosphaera albida, etc. Jen. Zeit. XXVIII.

Schaudinn, F. (1894): Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Biol. Cent. XIV.

Id. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amœba crystalligera Gruber. Sitz.Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1894.

Id. (1895): Untersuchungen an Foraminiferen, 1, Calcituba polymorpha. Zeit. wiss. Zool. LIX.

Id. (1896): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1896.

Id. (1896): Über den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi etc. Sitz.Ber. Ak. Wiss. Berlin 1896.

Id. (1896): Über die Copulation von Actinophrys sol. Sitz.Ber. Ak. Wiss. Berlin 1896.

Id. (1900): Untersnchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. n. Ont. XIII, 2.

Id. (1902): Beiträge znr Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. 1. Bacillns bütschlii n. sp. Arch. f. Protist. I.

Schewiakoff, W. (1888): Über die karyokinetische Kernteilung der Englypha alveolata. Morph. Jahrb. XIII.

Schneider, A.: Sur les psorospermies oviformes ou Coccidées, espèces nonvelles on peu connnes. A. Z. Exp. et Gen. (1). IX.

Id. (1883): Nouvelles observations snr la sporulation dn Klossia octopiana. A. Z. exp. et Gen. (1). XI.

Siedlecki, M. (1898): Étude cytologiqne et cycle évolutif de la coccidie de la Seiche Ann. d. l'Inst. Pastenr. XII.

Id. (1899): Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. d. l'Ac. d. Sci. d. Cracovie, Dec. 1899.

Van Bambeke, Ch. (1893—4): Contribntion à l'histoire de la constitution de l'œuf. 2. Élimination etc. Arch d. Biol. XIII.

Wilson, E. B. (1901): Experimental studies in Cytology. I. A Cytological Stndy of Artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. Arch. f. Entwickl. XII, 4.

Weigert, C. (1887): Nenere Vererhnngstheorien. Schmidt's Jahrb. d. ges. Medecin. 1887. p. 215. (From Schaudinn 1902.)

Notice sur les Rhizopodes du Spitzberg.

Par

Eugène Penard, docteur ès sciences.

(Hierzu 49 Textfiguren.)

Au commencement de Septembre de cette année, mon ami Albert Brun, licencié ès sciences et minéralogiste distingué, eut l'obligeance de me remettre quelques échantillons de mousses, qu'il avait récoltées un mois auparavant au cours d'une expédition au Spitzberg. Il s'agissait pour moi d'examiner dans ces mousses les rhizopodes qui devaient nécessairement s'y trouver.

Les rhizopodes du Spitzberg ne nous sont, il est vrai, pas inconnus; Ehrenberg en cite déjà trois espèces: Arcella-?, Difflugia areolata et Diff. microstoma, espéces assez mal définies et que Scourfield pense pouvoir assimiler à Diff. constricta var., Euglypha alveolata, et Assulina seminulum. Après lui Scourfield, dans une excellente notice publiée dans les „Proceedings of the Zoological Society of London" (14) a apporté les premiers renseignements vraiment sérieux sur la faune inférieure du Spitzberg, et pour ce qui concerne les rhizopodes, nous donne une liste de 21 espèces.

Les mousses examinées par Scourfield avaient été récoltées dans le voisinage d'Advent Bay, par le D[r] J. W. Gregory, au cours de l'expédition de Sir W. Martin Conway dans l'été de 1896. „Chose curieuse", dit Scourfield, „il n'y avait dans ces mousses pas trace de sphagnum, et de fait le D[r] Gregory me dit que les sphaignes sont relativement rares et locales au Spitzberg". Dans les échantillons rapportés par M[r] Brun le sphagnum manque aussi totalement; ce fait

est à regretter, car étant donné la fanne spéciale qui pullule dans ces végétaux, nons restons par là privés de renseignements précieux.

Les monsses de Mr Brun formaient trois lots différents, dont deux, provenant l'nn d'Amsterdam Island, sous le 80e degré de latitude nord, et l'autre de Green Harbonr, sous le 78° degré, se trouvaient, lorsqn'ils furent mis à ma disposition, depuis une semaine fortement serrés dans les presses de Mr Gninet, bryologiste bien connn, qui s'était chargé de les examiner. Ces deux lots, consistant en une mousse de grande taille et qui doit rentrer dans le genre Hypnum, ont présenté un intérêt beaucoup moins considérable qne le troisième; cependant il s'y est tronvé, comme on le verra plus loin, quelques espèces intéressantes, surtont à l'île d'Amsterdam, un des points sans doute les plus septentrionaux où jamais aient été étndiés des protozoaires.

Quant au troisième lot, un fragment de la grossenr d'une noix, représenté par une mousse de très petite espèce et semblable à celles qui recouvrent les pierres comme un fentre mêlé de terre, il avait échappé jusque là à l'ardeur des botanistes, et me fut remis directement par Mr Brnn. Cet échantillon, mis dans l'ean fraîche et pnre, donna bien vite naissance à toute nne série de rhizopodes, qui revinrent promptement à la vie, et que je pus étndier à loisir jusqu'à ces derniers jours.[1])

Mon intention n'était pas à l'origine de pnblier les résnltats de mon examen; mais aujourd'hni ces résultats me paraissent assez intéressants pour mériter nne conrte notice. Outre les espèces mentionnées par Scourfield, il en a été trouvé d'autres en nombre assez considérable, qnelqnes-unes nonvelles ou très pen connues encore; et certaines d'entre celles que nous connaissons déjà bien ont donné lieu à des observations biologiques qui peuvent avoir leur intérêt.

D'nne manière générale mes observations confirment celles de Scourfield, en permettant de constater l'amplitude de l'aire géographique qne les mêmes espèces peuvent occuper dans les êtres inférienrs; tons ces animanx sont cosmopolites, et s'il en est quelques-uns qui seront décrits ici comme nouveaux, ce n'est pas, on est en

[1]) Inntile d'ajouter qne tontes les précautions furent prises pour qu'aucnne espèce étrangère ne se mêlât à celles de la monsse en question. Sans indiqner quelles ont été ces précautions, je mentionnerai seulement qne pendant ces six semaines trois épreuves fureut faites, la mousse nne première fois arrosée d'eau étant mise à sécher, pnis qninze jours après arrosée de nonveau, séchée encore, et mise à l'eau une troisième fois. Le liquide chaque fois récolté a tonjours fonrni les mêmes espèces.

droit de le croire, qu'ils constituent une exception véritable, mais plutôt c'est qu'ils n'ont pas encore été trouvés ailleurs. Ils le seront bientôt peut-être, et deux le sont déjà: le Pamphagus hirsutus, ainsi que le Cochliopodium opalinum, tous deux si abondants à Green Harbour, existent également, j'ai pu m'en assurer, aux environs de Genève. Il est intéressant également de constater au Spitzberg la présence de certaines espèces encore bien peu connues, comme l'Arachnula impatiens de CIENKOWSKY, la Nebela bigibbosa PENARD, l'Olivina monostomum de FRENZEL, que l'auteur croyait limitée à la République argentine, et cette variété de Clathrulina elegans qui peut-être représente la Clathrulina Cienkowskii de MERESCHKOWSKY.

Mais il n'est pas impossible que certaines espèces, de type indubitablement cosmopolite, tendent sous l'influence de l'habitat à former des variétés locales ou à prendre un cachet particulier. SCOURFIELD déjà a attiré l'attention sur le grand nombre de spécimens qui présentaient des anomalies dans la forme de la coquille, et attribue le fait aux conditions climatériques. Il ne serait pas étonnant en effet que des organismes obligés par les circonstances à passer 10 mois et souvent 11 sous la neige, en arrivent avec le temps à dévier du type normal. Cependant il faut observer que si, comme j'ai cru également le reconnaître, les anomalies constatées par SCOURFIELD existent, il n'est pas bien certain qu'il faille les attribuer à des conditions climatériques; toute la faune rhizopodique du Spitzberg est une faune des mousses, et à l'occasion de mes études dans les environs de Genève j'ai remarqué souvent que les rhizopodes des mousses sont sujets à de plus grandes déformations que ceux des marécages.

Outre les anomalies assez fréquentes, tendant parfois même à la formation de variétés qui peut-être deviennent fixées, comme dans Quadrula irregularis, Pseudochlamys patella, Amoeba radiosa, et d'autres, j'ai cru pouvoir constater dans les Rhizopodes du Spitzberg une vitalité supérieure à celle des mêmes espèces trouvées plus au sud. Loin de se montrer, après ce long transport, le moins du monde dépaysés, ces animaux sont revenus rapidement à la vie, et plusieurs espèces qui sont toujours d'une timidité si exceptionnelle que l'on a rarement l'occasion de les voir déployer leurs pseudopodes, comme Difflugia constricta et Assulina minor, ont montré, si l'on peut dire ainsi, une bonne volonté toute particulière à satisfaire les désirs de l'observateur.

SCOURFIELD a également étudié un certain nombre d'Infusoires, puis des Tardigrades, des Acariens, des Entomostracés et des Insectes.

J'ai remarqué de mon côté la présence de quelqnes infusoires intéressants, puis d'un flagellate que je n'ai jamais rencontré aillenrs. Quant aux Tardigrades, on trouvait dans mes mousses trois Macrobiotus bien distincts, puis l'Echiniscus arctomys Ehrenb. et le bel Echiniscus Spitzbergensis décrit pour la première fois dans le travail de Scourfield.

Ce n'est cependant qne des seuls rhizopodes que je me suis occupé sérieusement, et voici la liste des espèces que j'ai pu étudier:

Arachnula impatiens Cienkowsky (2).[1]

Cienkowsky a décrit cette espèce en 1876, d'après des spécimens récoltés en Allemagne et en Russie dans l'eau douce, puis dans l'eau saumâtre du port d'Odessa. Autant que j'ai pu m'en assurer, elle ne paraît pas avoir été revue depuis, aussi n'est-il pas sans intérêt de la retronver au Spitzberg. Elle s'est montrée de temps à autre dans la mousse de Green Harbour, et il m'a été possible d'en examiner une douzaine d'échantillons.

L'Arachnula est un petit organisme nu, toujours fortement aplati, plus on moins rubané, souvent rameux, et qui présente ce trait caractéristique que les extrémités soit de sa branche principale, soit de ses rameaux, sont normalement étalées et aplaties en spatule ou en patte d'oie, et terminées souvent alors par des prolongements filamentenx qui fixent l'organisme très fortement an sol. Parfois, mais rarement, ces filaments hérissent pendant la marche un côté tout entier du corps rubané, et trainent ce ruban dans un sens perpendiculaire à sa longueur. Plus souvent le corps est ramifié, ou découpé en dentelle; les ramifications ou subdivisions ne sont pas alors greffées brusqnement sur la tige principale, mais partout règne un système de courbes régulières, et les différentes subdivisions se fondent insensiblement les unes dans les autres; parfois dans la région de courbure la plus prononcée, le plasma ou ectosarc est extraordinairement mince et transparent, et pourrait être comparé à la membrane que certains animaux ont entre les doigts.

Les déformations de tout le corps sont aussi rapides que considérables, et se produisent d'une manière particulière: un des bras ou parfois une moitié tout entière du corps, se rétracte sur lui-même, comme un morceau de pâte molle et élastique, puis se fusionne avec

[1]) Le chiffre entre parenthèses correspond à la liste bibliographique donnée à la fin de cette notice.

la masse principale, et il suffit de quelques secondes pour que l'Arachnula ait ainsi changé complètement d'apparence, et par exemple de la forme d'un T ait acquis celle d'un I.

Pendant ce temps le plasma interne ne reste pas inerte; on y remarque une sorte de brassage lent, ou parfois c'est un courant dirigé dans un même sens; mais jamais on n'y voit ce ruissellement rapide qui caractérise certaines amibes.

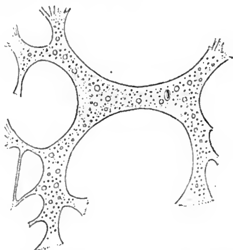


Fig. I. Arachnula impatiens, forme habituelle.

Lorsque deux bras viennent à se rencontrer, ils se fondent immédiatement l'un dans l'autre; mais pareil cas n'est pas très fréquent, et l'on peut dire que l'Arachnula n'est pas portée aux anastomoses, et que jamais il n'y a production de dessins réticulaires compliqués.

Le plasma lui-même est le plus souvent d'un bleu tendre ou bien grisâtre, et jaunâtre dans les individus de taille exceptionnellement forte. Il renferme toujours des myriades de granulations bleuâtres, extrêmement petites, qui sont entraînées dans toutes les directions.

En outre on y voit constamment des vacuoles rondes, ou parfois allongées pendant une marche rapide; ces vacuoles bien nettes et distinctes peuvent être assez grandes, et relativement peu nombreuses, une douzaine par exemple; mais c'est là un cas très exceptionnel; dans presque tous les individus en effet que j'ai pu observer,

ces vacuoles étaient plus petites, et alors en nombre considérable, souvent de plusieurs centaines, réparties dans tout le corps. Au premier abord on a peine à les assimiler à des vésicules contractiles, car elles restent très-longtemps à l'état dilaté; mais un examen attentif finit toujours par montrer qu'à un moment donné il se produit une systole rapide, après laquelle la vacuole est remplacée par une autre de nouvelle formation; mais il est difficile de dire si la nouvelle vésicule s'est formée à la place même de l'ancienne, et le fait est même peu probable, vu les déformations considérables que subit continuellement le plasma.

Il ne m'a jamais été possible, non plus qu'à Cienkowsky, de découvrir la moindre chose qui ressemblât à un noyau; et sur des individus traités au carmin, alors que les autres protozoaires colorés en même temps montraient des noyaux d'un rouge foncé, rien n'a jamais apparu; il faut donc en conclure, ou que l'espèce ne possède pas de noyaux, ou plus probablement que ces noyaux sont extraordinairement petits et ne forment qu'une poussiére confondue avec les granulations du plasma.

Il est extrêmement rare de rencontrer dans l'Arachnula des fragments de nourriture; tout au plus pourrais-je citer quelques gros grains enfermés dans des vacuoles, et dont la signification n'est pas certaine. J'ai trouvé également un jour une grosse pierre (?) brillante, empâtée dans la masse. Cienkowsky a observé cependant la formation d'un kyste, qui rappellerait quelque peu celui des Vampyrelles, et il faut supposer que ce kyste renfermait de la nourriture, puisqu'il l'appelle „kyste de digestion“.

La taille de l'Arachnula est fort variable, suivant les individus ou d'un instant à l'autre sur le même exemplaire; l'individu représenté ici par la figure avait 200 μ dans la forme où on le voit; le plus grand que j'aie examiné en mesurait 330, sous une forme à peu près semblable; mais la plupart des exemplaires ne dépassaient guère 100 μ, et l'un d'eux n'en avait que 40. Cienkowsky n'indique pas la taille de son Arachnula.

La description qui vient d'être donnée correspond, malgré des différences de détails, suffisamment à celle de Cienkowsky pour nous permettre d'assimiler l'organisme du Spitzberg à l'Arachnula impatiens; la seule différence de quelque importance concernerait les vacuoles. Cienkowsky parle de „quelques“ (wenige) vésicules contractiles, tandis que presque toujours la forme du Spitzberg en renfermait des centaines; mais comme parfois il m'est arrivé d'en trouver beaucoup moins, il n'y a pas lieu de douter de l'identité des

deux animaux; il serait même possible que le nombre des vésicules fût très variable suivant le moment et dans un même individu, et d'une manière générale, directement proportionnel à l'activité déployée par l'animal.

Quant à la position systématique de l'Arachnula impatiens, elle reste encore incertaine; Cienkowsky la rapproche avec raison, me semble-t-il, des Vampyrelles, et c'est à ce titre que Bütschli et après lui Delage, la placent, bien qu'à titre provisoire, au voisinage des Héliozoaires. Mais à mon avis ni l'Arachnula, ni les Vampyrelles, n'offrent avec les Héliozoaires de parenté véritable.

J'ajouterai que deux organismes qui semblent au premier abord rappeler l'Arachnula: Vampyrella vorax Cienkowsky et Biomyxa vagans Leidy, et que j'ai tous deux en l'occasion d'étudier, n'ont bien certainement aucun rapport avec cette espèce.

Localité: Green Harbour.[1])

Amoeba limax Dujardin.

Sous cette dénomination spécifique, il existe très probablement toute une série d'amibes dont les caractères se rapprochent si bien les uns des autres qu'il est impossible de séparer ces animaux en espèces distinctes. Mes mousses ne m'en ont jamais montré qu'une seule forme, de très petite taille, et dont les représentants étaient rares.

Localité: Green Harbour.

Amoeba fluida Gruber.

Cette espèce s'est montrée continuellement très abondante. La forme du Spitzberg différait cependant quelque peu du type, en ce que le nucléole ne revêtait plus ici cette netteté, cette réfringence, qui lui sont caractéristiques; de plus, la teinte jaunâtre habituelle était ici à peine indiquée; sinon tout était identique à l'espèce type.

Scourfield, qui ne cite pas l'Amoeba fluida, mentionne par contre, avec un point de doute, la Pelomyxa villosa de Leidy. Les spécimens, peu nombreux, qu'il a trouvés, étaient, dit-il, semblables à la petite forme représentée par la fig. 9 de la Pl. V de Leidy. Or les fig. 8 et 9 de cette planche me paraissent n'avoir

---

[1]) Comme, dans mes trois lots de mousses, deux provenaient de Green Harbour, j'indiquerai sous le titre de „Green Harbour" le fragment que m'a directement livré Mr Brun, et la mention „Green Harbour B" se rapportera à la mousse tirée de la presse botanique.

en réalité rien à faire avec la Pelomyxa villosa, et pourraieut par contre parfaitement se rapporter à l'Amoeba fluida; aussi n'est-il pas impossible que SCOURFIELD ait trouvé au Spitzberg cette même Amoeba fluida, ou bien aussi l'Amoeba flavescens de GRUBER, qui ne diffère de la première que par la présence de plusieurs noyaux, et qui me paraît n'en représenter qu'une variété (v 12 pag. 45).

Localité: Green Harbour.

Amoeba radiosa DUJARDIN var. gemmifera var. nov.

Daus une oeuvre récente (12), j'attirais l'attention sur le fait que cette espéce présente, suivant les localités, des différences qui conduiraient facilement à voir dans cette Amibe un type plutôt qu'une espèce, type qu'il faudrait subdiviser un jour. J'indiquais alors déjà, sous le nom de var. granulifera une petite amibe de type „radiosa“, mais qui, outre certains caractéres particuliers, aime à se recouvrir d'un manteau de grains brillants.

Au Spitzberg, le type „radiosa“ était représenté par une forme très rapprochée de cette variété „granulifera“, mais qui s'en

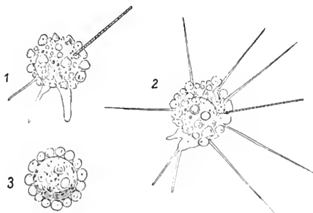


Fig. II. Amoeba radiosa, var. gemmifera.
1. Aspect habituel. — 2. Pseudopodes filiformes. — 3. Animal au repos.

distingue cependant soit par des détails physiologiques, soit par un noyau tout différent, identique à celui de l'Amoeba radiosa typique (à nucléole compact, tandis que la var. granulifera

possède toujours un noyau dans lequel nagent quelques petits nucléoles amorphes), soit surtout par la nature du manteau dont elle est constamment couverte.

Le revêtement est ici, en effet, formé non plus de granulations brillantes, mais d'un mélange de fragments ou débris siliceux et de boulettes de nature en apparence protoplasmique; dans beaucoup d'individus même, ces boulettes existent presque seules, couvrant l'amibe globuleuse d'un épais manteau (fig. 3). Chacune de ces boulettes prise à part semble être un produit de l'animal, une sorte de gemmule de plasma quelque peu durci, reliée à l'ectosarc par un étranglement ou pédicule très-court. Cette gemmule est ponctuée, et renferme à son intérieur des petites poussières qui semblent être des produits d'excrétion. En somme, il semble que l'amibe se forme à elle-même un manteau de déjections; mais quelquefois aussi, en examinant ces boulettes avec attention, on croit y reconnaître une amibe minuscule munie d'une vésicule contractile; aussi avais-je cru dans l'origine à la présence de bourgeons véritables; mais il est probable, bien qu'il me soit impossible de l'affirmer, que ces soi-disant bourgeons ne sont en réalité que des produits destinés à fournir à l'animal une enveloppe protectrice.

L'amibe se tient cachée sous cette enveloppe, sous la forme d'un petit globe à contours nettement tranchés; la vésicule contractile se voit nettement aussi, mais le noyau se distingue rarement.

Après un instant alors, lorsque l'animal est exposé à la lumière, on voit sortir un pseudopode, puis un second et d'autres encore; le plasma se déforme quelque peu, et l'enveloppe en suit les déformations. Les pseudopodes s'allongent, parfois sous la forme d'une lame d'épée à flamme, c. à d. onduleuse sur ses bords, plus souvent tout droits, et ils finissent par atteindre une longueur qui peut être considérable; on pourrait alors les comparer aux pseudopodes de l'Actinophrys sol ou même de l'Euglypha alveolata (fig. 2, où les pseudopodes sont représentés plus courts encore que la réalité). Dans certains individus j'ai trouvé, parmi les pseudopodes, un ou plusieurs filaments rigides (fig. 1, 2), représentant des algues extrêmement petites et allongées, et il m'a été impossible de décider s'il fallait rattacher la présence de ces filaments à un pur hasard ou s'il y avait là quelque chose de voulu.

Outre ces pseudopodes allongés, l'animal en déploie assez souvent d'autres beaucoup plus larges et très courts, qui s'étalent lentement sur le sol; enfin, bien plus rarement, l'amibe retire tous ses pseudo-

podes, et se met à ramper comme une limace, portant sur son dos son manteau de boulettes et de débris.

Cette variété intéressante s'est montrée d'abord abondante, puis après trois semaines elle a diminué de fréquence, sans pour cela disparaître complètement. Du commencement à la fin, elle est restée semblable à elle-même.

La taille est faible, de 20 à 30 μ en moyenne; avec les pseudopodes dans leur état d'allongement maximum, elle arrive facilement à 150 μ et plus, cela au détriment du corps central, qui diminue alors de volume.

Localité: Green Harbour, abondante; Amsterdam Island, rare.

Scourfield mentionne, comme trouvée dans une seule de ses collections, une Amoeba radiosa, en ajoutant que c'était là la forme Dactylosphaerium vitraeum de Hertwig et Lesser, plutôt que la forme typique de Ehrenberg. Peut-être Scourfield a-t-il entrevu la variété qui vient d'être décrite, ou bien encore l'Amoeba vespertilio.

Amoeba vespertilio Penard (12).

Cette amibe vivait dans mes mousses en assez grande abondance et parfaitement typique, aussi n'y a-t-il rien à ajouter à la descrip-

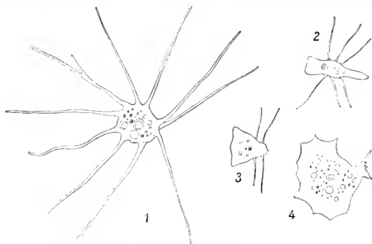


Fig. III. Amoeba vespertilio.
1. L'animal avec pseudopodes très-allongés. — 2 et 3. Termes de passage vers 4. — 4. forme de la marche rapide.

tion contenne dans mon onvrage snr la Faune rhizopodique du Bassin du Léman (12). Je me bornerai à attirer l'attention sur les modifications considérables de forme que l'animal peut acqnérir d'un instant à l'autre. Les fig. 1 à 4 montrent par exemple le même individu dans ses différentes transformations.[1]) Tronvé à l'état étoilé c. à. d. sous la forme de repos, ou de marche lente, avec longs pseudopodes effilés, l'animal éprouvant sous l'influence de la lumière le besoin de fuir, retire peu à peu ses pseudopodes, ou bien quelques-uns seulement, prend lui même une forme allongée, et revêt finalement les contonrs caractéristiques de l'espèce, avec ectosare antérieur déployé en patte d'oie. C'est sous cette apparence que la locomotion est la plus active, sous cette forme aussi qu'elle représenterait peut-être l'Amoeba angulata de Mereschkowsky ou l'Amoeba digitata de Parona. Mais il faut avouer que ces denx observateurs sont si laconiques et ont donné des figures si pen explicites, qn'il sera toujours difficile de savoir que faire des amibes qu'ils ont décrites.

Localité: Green Harbour.

La taille est, comme dans tous les rhizopodes nus, assez variable. L'individu ici représenté mesurait 250 μ dans la fignre 1, et 50 environ dans la figure 4.

Amoeba terricola Ehrenberg spec.

Amoeba verrucosa Ehrenberg.

Amoeba terricola Greeff.

Très rare dans mes mousses, où les individus étaient toujours d'une taille extrêmement faible, dépassant rarement 40 μ. Le noyau, peu visible, paraissait compact et ne revêtait pas la structure caractéristique de l'espèce. Cependant l'Amoeba terricola doit être abondante dans d'autres localités, car Scourfield la cite comme la plus commune des trois espèces des rhizopodes nns qn'il a trouvées.

Localité: Green Harbour.

Amoeba striata Penard.

Au contraire de la précédente, cette amibe existait en abondance dans la mousse de Green Harbour, tant sous sa forme typiqne qu'avec celle de l'Amoeba quadrilineata de Carter. Scourfield

[1]) Il est à remarquer que mes figures, dans cette espèce comme dans les autres, ne sont pas nécessairement dessinées à la même échelle.

l'a certainement trouvée, car il dit à propos de l'Amoeba verrucosa (soit terricola GREEFF): „elle se trouvait aussi bien à l'état adulte que dans sa forme jeune (A. quadrilineata CARTER)." Or il est fort probable que l'Amoeba quadrilineata de CARTER représente en fait la forme jeune de l'Amoeba terricola, mais que cet auteur y a en même temps fait rentrer soit l'Amoeba terricola adulte, soit la forme plus petite, à caractères bien nets, que j'ai cru devoir considérer comme une espèce en en faisant l'Amoeba striata (11. 12).

Cochliopodium obscurum PENARD var. (11. 12).

Ce rhizopode s'est montré extrêmement abondant pendant une quinzaine de jours, puis il a disparu complètement. Bien que ses caractères le rapprochent de très près du Cochliopodium obscurum typique, il n'en est pas moins vrai que la forme du Spitzberg représente une variété particulière. Elle est de taille plus petite que le type, de 20 à 25 μ à l'état parfaitement globuleux, et

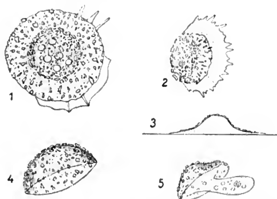


Fig. IV. Cochliopodium obscurum var.
1. L'animal étalé en partelle. — 2. Marche rapide. — 3. Coupe schématique de l'animal étalé. — 4. Enveloppe vide. — 5. Individu mort, avec plasma déployé à l'extérieur.

n'arrivant qu'exceptionnellement à 40 μ dans sa forme complètement étalée. Mais un caractère plus important réside dans la nature de l'enveloppe, qui dans cette espèce se moule sur le corps et en suit toutes les déformations. Dans le type, cette enveloppe est formée d'une sorte de peau légèrement jaunâtre, très extensible, recouverte

d'une armature serrée de grains brillants, amorphes, très réfringeuts sur leurs bords, à contonrs arrondis. Dans la variété du Spitzberg, tous les individus, au nombre de plusieurs ceutaines, qne j'ai examinés, possédaient une enveloppe de même natnre, très faiblement jannâtre, mais revêtue d'une couche serrée non plus de grains arrondis, mais plutôt de petites paillettes plates, souvent allongées, angulenses ou sans contonrs précis. Vu à nn faible grossissement, tont l'animal était noirâtre; sous un objectif plus puissant, il passait au jaunâtre. A travers l'enveloppe on pouvait parfois distinguer nn petit noyau central, puis une ou denx grosses vésicules contractiles, et tonjonrs une graude quantité de petites vacuoles roudes dissémiuées dans le plasma.

Tout était d'ailleurs conforme à ce qui a été décrit dans le Cochliopodium obscurum; cepeudaut la variété du Spitzberg m'a toujours paru posséder nne enveloppe moins plastique que dans le type. Cette enveloppe est en principe hémisphérique, largement ouverte; mais elle peut se refermer sur l'animal au repos de manière à deveuir presque globuleuse, ou au contraire s'étaler en forme de patelle (fig. 1); dans la marche rapide, elle devient elliptique, avec son grand axe perpendiculaire à la direction suivie, et traîne en arrière tandis qn'nne large lame de plasma s'étale en avant (fig. 2); rarement les pseudopodes deviennent filiformes.

Il m'est arrivé fréquemment de rencoutrer des euveloppes vides, qui revêtaient toujours alors la forme d'une cnpule hémisphérique (fig. 4) et rigide. La fig. 5 représente un individu coloré an carmin et dout le plasma s'était répandu au dehors sous la forme d'uu boyau allougé.

Localité: Green Harbour; abondant.

Cochliopodium opalinum spec. nova.

Cette belle espéce, dont l'étude est des plus intéressantes, s'est moutrée constamment abondante dans les mousses de Green Harbour. Pour l'étndier dans les différents aspects qu'elle peut revêtir, nous commencerous par la forme de repos, sous laquelle on la tronve le plus fréquemment, et telle qu'elle est représentée par la figure 1.

C'est alors une petite masse globuleuse, d'une nuance très délicate azurée tirant sur le vert, en méme temps légèrement opalescente, et dont le diamètre varie le plus souvent entre 45 et 55 μ. Mais cette sphère n'est jamais parfaitement unie; elle se montre toujours au contraire plissée sur toute sa surface, de manière

à se résoudre en protubérances ou ondulations, qui, lorsqu'on élève ou abaisse l'objectif, se voient comme des cercles ondulés concentriques. En examinant avec attention les bords de l'animal, on constate qu'il existe une enveloppe à double contour, mais très délicate, pure et transparente, opalescente et légèrement jaunâtre, très souple et de natnre protoplasmique. Le plasma interne remplit cette enveloppe tont entiére, faisant en général corps avec elle; mais exceptionnellement, et dans certaines régions, on peut apercevoir un vide entre le plasma et le revêtement hyalin.

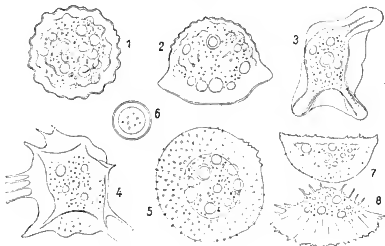


Fig. V. Cochliopodium opalinum.
1. Animal au repos, sphérique. — 2. L'individu commence à s'étaler. — 3 et 4. L'étalement se prononce toujours plus. — 5. Etalement patelliforme. — 6. Noyau. — 7. Marche rapide. — 8. Individn jeune.

A l'intérieur de cette enveloppe, on voit d'abord un ectoplasme très clair, non granulé, qui passe peu à peu à un endoplasme rempli de grains bleus, les uns très petits et nombreux, les autres plus gros; ces derniers passent alors souvent au vert olive ou au jaune avec des bords réfringents noirâtres. En outre, le plasma renferme dans la règle des proies capturées, diatomées, etc., et des produits d'excrétion.

Au centre à peu prés de la masse protoplasmatique se tronve le noyau, sphérique, très grand et beau (fig. 6); il posséde une

membrane nucléaire fine et trés franche, en dedans de laquelle se trouve une zône plutôt étroite de suc nucléaire limpide; enfin vient le nucléole, unique, compact, trés grand, d'un bleu azuré. Souvent ce nucléole, surtout chez les gros individus, se montre creusé de quelques petites lacunes ou vacuoles rondes.

Mentionnons encore un nombre toujours assez considérable de vésicules contractiles, grandes et à contours très nets, situées dans les régions externes du plasma.

Après un instant d'exposition à la lumière, l'animal commence à s'étaler lentement, en même temps que les rides ou plissements de sa surface disparaissent. Bientôt il a pris l'apparence représentée par la fig. 2, laquelle montre l'animal de côté; on y voit un pied étalé, et un corps en forme de dôme; les vésicules contractiles sont rassemblées surtout près du pied, où s'est amassé l'ectosarc; le noyau s'est rapproché du fond du dôme. L'animal s'étale encore, pousse de larges prolongements qui d'une manière générale rayonnent vers l'extérieur, et forment des reliefs ou arêtes, unies les unes aux autres par des épanchements de la membrane, laquelle alors est devenue très claire et se confond complètement avec l'ectosarc; elle est en fait, semble-t-il, devenue dans cette région ectosarc elle même. Peu à peu les lignes de relief s'allongent et s'étalent, l'ectoplasme se résout en dentelures, en prolongements déchiquetés, même en lanières longues et délicates, qui fonctionnent comme de véritables pseudopodes; et l'animal continue à changer constamment de forme. lentement et sans se mouvoir d'une manière appréciable (fig. 4).

Mais si la marche doit devenir plus active, le corps s'aplatit toujours plus, les prolongements pseudopodiques se retirent, et il se forme un voile arrondi parfait, qui plaque sur le sol. L'animal a pris alors la forme de patelle caractéristique des Cochliopodium, avec un corps central arrondi, plus ou moins élevé en dôme, et une zône hyaline concentrique étalée. Cette zône étalée est dans cette espéce[1]) particuliérement intéressante: on la voit en effet se recouvrir bientôt de petites perles transparentes, qui font saillie sur le voile étalé, lequel prend, si l'on peut dire ainsi, l'apparence d'un manteau d'hermine. Ces perles sont allongées, mais beaucoup d'entre elles, vues de haut en bas, paraissent rondes. Elles semblent jetées à la surface du voile, mais cependant pas tout-à-fait au hasard, car elles montrent une tendance à figurer par leur ensemble des séries de lignes pointillées radiaires. Quelques-unes de ces perles allongées se

[1]) Comme également dans le Cochliopodium digitatum Greeff spec.

voient snr les bords même du disque et le dépassent, et l'on peut constaler alors qu'elles ne représentent pas autre chose que de trés petits pseudopodes, en apparence figés dans leur forme de larme (fig. 5).

Mais l'animal étalé en patelle avec disque arrondi n'est pas encore l'image défiuitive d'une locomotion rapide; pour arriver à cette derniére, le Cochliopodium rétracte toute une moitié de son disque; cette partie du voile se retire alors vers la masse centrale en une zône de plasma d'un gris mat, déchiqueté, parfois divisé en lambeaux ou en lauiéres, et qui forme dans son ensemble une ligne droite, tandis que toute la partie antérieure s'étale en une marge semi-circulaire. La marche est alors très rapide, l'animal glisse comme nne onde sur son soutieu, pendant que la masse entière du plasma roule en apparence lentement sur elle-même.

Telles sont les déformations que l'on peut fréquemment étudier dans le Cochliopodium opalinum; ces changements de forme sont ici représentés dans les fig. 1 à 7, qui concernent un seul et même individu examiné pendant 15 minutes environ. Quant à la fig. 8, elle se rapporte à un exemplaire beaucoup plus petit, (de 50 μ de longueur totale) plus jeune, comme il s'en rencontre assez fréqnemment. Dans ces petits individus, où l'espèce est bien reconnaissable déjà et qui se font remarquer (comme presque toujours les jeunes chez Rhizopodes) par une mobilité toute particulière, les perles du disque sont réguliérement remplacées par des stries radiaires, lesquelles répresentent des reliefs du voile; il arrive souvent même que les bords du voile se creusent si bien entre ces reliefs. que ces derniers subsistent seuls, comme des pseudopodes linéaires.

Outre ces petits individus, on pouvait voir de temps à autre de trés petits Cochliopodium, de 20 à 30 μ, qui ne rappelaient que de loin cette espéce, très déformables, bleuâtres, munis d'un noyau délicat et de plusieurs vésicules contractiles. D'autres, plus grands, de 30 à 40 μ, montraient déjà une parenté certaine avec le petit exemplaire représenté par la fig. 8; enfin d'autres encore établissaient un passage entre ce dernier et la forme type. Or nn jour, examinant un grand individu en marche rapide, je vis tout d'un coup s'en détacher, à l'un de ses angles, une petite masse qui, d'abord liée au parent par un pont de protoplasme, s'en éloigna trés vite, en même temps qu'elle prenait la forme des tout petits Cochliopodium dont il vient d'être parlé; le fil s'amincit et se coupa, et le petit Cochliopodium s'en alla de son côté. Il est donc très probable que toute cette série d'individus ne représente qu'une seule et même

espèce, le Cochliopodium opalinum; mais entre les individus minuscules dont il vient d'être parlé et la forme adulte, il existe une différence d'apparence si considérable que personne, en ne voyant que les deux extrêmes, ne songerait à les réunir sous une même dénomination spécifique.

Le Cochliopodium digitatum, Greeff spec. (Amphizonella digitata Greeff (5)) est sans nul doute très proche parent du Cochliopodium opalinum; mais il en diffère bien certainement, surtout par la nature de sa membrane et de ses pseudopodes (12).

Ajoutons que le Cochliopodium opalinum, s'il est décrit ici pour la première fois, n'est pas particulier au Spitzberg; je l'ai trouvé dans le lac de Genève, à la Pointe à la Bise, où il est rare.

La taille dans cette espèce est, pour l'adulte, le plus souvent de 40 à 55 μ à l'état globuleux; elle arrive au double sous la forme étalée.

Localité: Green Harbour; très abondant.

Corycia flava Greeff spec. (12).
Amphizonella flava Greeff (5).

Il ne s'est rencontré, comme représentants de cette espèce, que quelques individus adultes, tous malades, morts, ou sous la forme d'enveloppes vides. Par contre les exemplaires jeunes, que l'on a de la peine à ne pas confondre avec la Pseudochlamys patella, étaient beaucoup plus abondants.

Localité: Green Harbour.

Pseudochlamys patella Clap. et Lachm. var. arctica var. nov.

Sous sa forme typique, la Pseudochlamys s'est montrée extrêmement rare dans mes mousses. Par contre on y rencontrait en grande abondance une variété toute particulière (fig. 1 à 4).

L'enveloppe, au lieu de présenter une surface unie, comme dans le type, se montrait constamment divisée en un certain nombre d'aréoles polygonaux. Les contours de cette enveloppe étaient parfaitement circulaires, puis, à quelque distance vers l'intérieur, on voyait une ligne sinueuse-brisée, très nette, à laquelle venaient aboutir les lignes de relief des aréoles (fig. 2).

En outre, l'enveloppe, plus claire que dans le type, à peine ponctuée, non striée dans son épaisseur, était plus déformable également, et souvent on voyait pendre au dehors, comme un

voile délicat, la partie de cette enveloppe qui généralement est invaginée (fig. 4). Cette variété tiendrait donc pour ainsi dire le milieu entre la Corycia flava GREEFF spec. et la Pseudochlamys patella de CLAPARÈDE et LACHMANN.

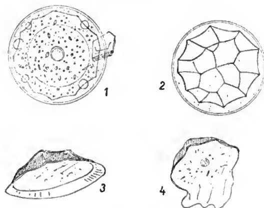


Fig. VI. Pseudochlamys patella, var. arctica.
1. Aspect habituel, sur une vue de face. — 2. Enveloppe vide, avec aréoles. — 3. Enveloppe vue de trois quarts. — 4. Individu dont la membrane buccale pend au dehors.

La taille variait entre 37 et 43 μ, un peu plus forte en moyenne que celle du type.

Localité: Green Harbour.

SCOURFIELD a trouvé la Pseudochlamys en quantités considérables, sous la forme d'enveloppes vides. Il ne parle pas de variété particulière.

Difflugia pyriformis PERTY.

Cette difflugie est partout rare dans les mousses, et, de fait, elle manquait complètement à deux de mes collections. Je ne l'ai trouvée que deux ou trois fois, à l'Ile d'Amsterdam, sous la forme d'une petite variété de 80 à 102 μ de longueur. Dans les récoltes de SCOURFIELD, les formes grandes et typiques de cette espèce étaient, dit-il „décidément rares"; mais une très petite variété, mesurant de 50 à 84 μ à coquille légèrement comprimée, se montrait cependant plus fréquente. Peut-être la variété d'Amsterdam Island est-elle identique à celle dont parle SCOURFIELD, ou bien plutôt ce dernier aurait-il vu la Difflugia lucida.

Difflugia globulosa Dujardin.

Quelques individus seulement, appartenant à une petite variété caractéristique des mousses, et dont le diamétre est de 46 μ environ, se sont trouvés dans la récolte de Green Harbour. Scourfield mentionne cette espéce également comme „pas très commune".

Difflugia lucida Penard.

Cette jolie petite difflugie, très comprimée latéralement, à coquille formée de fragments quartzeux aplatis, et dont le port rappelle celui du genre Heleopera, est partout caractéristique des sphagnum et des mousses. Je l'ai trouvée dans mes trois récoltes, et dans l'une d'elles (Green Harbour) pleine de vie et d'activité. La plupart des individus se voyaient, ici comme dans les autres régions où l'espèce a été étudiée, munis à la bouche d'un bouquet de pierres brillantes, sans doute des plaques de réserve pour la confection d'une nouvelle coque, réserve que, dans cette espèce comme chez quelques autres (Difflugia elegans, Pseudodifflugia fascicularis etc.) l'animal porte devant lui au lieu de la renfermer dans l'intérieur de sa coquille.

Localités: Green Harbour, Green Harbour B, Amsterdam Island.

Difflugia fallax Penard (11).

Cette espéce s'est rencontrée également en assez grande abondance, sous sa forme caractéristique et toujours un peu variable; mais tous les individus étaient, ou bien enkystés, ou bien soudés par la bouche à des débris, de sorte qu'il ne m'a pas été possible d'examiner leurs pseudopodes. On voyait soit un nucléus normal, soit, chose curieuse, assez fréquemment plusieurs (6 à 12) noyaux plus petits, amassés au fond de la coque ou disséminés dans le plasma.

Cette espèce étant normalement uninucléée, on pourrait supposer que ces individus plurinucléés se préparaient à donner naissance à plusieurs embryons.

Localité: Green Harbour.

Difflugia constricta (Ehrenberg).

Le plus commun, ici comme ailleurs, de tous les Rhizopodes que l'on voit dans les mousses. Comme partout aussi, cette espèce s'est montrée au Spitzberg extrêmement polymorphe, depuis la forme fortement allongée jusqu'à celle d'un disque aplati avec bouche presque

centrale; mais, il faut le remarquer, toutes ces variétés, quelle que fût leur forme, restaient petites, et aucune des grandes races que l'on peut rencontrer dans les marécages ne s'est jamais montrée.

Cette difflugie est toujours particulièrement timide, consentant rarement à montrer ses pseudopodes; or au Spitzberg tel n'a pas été le cas, et les spécimens à pseudopodes déployés n'étaient pas rares.

Il est intéressant de remarquer que la Centropyxis aculeata, espèce si commune et si rapprochée de la Difflugia constricta, ne s'est pas montrée une seule fois dans mes mousses.

Scourfield cite également la Difflugia constricta comme la plus commune de toutes les espèces qu'il a examinées; elle se trouvait dans ses 14 collections sans exception.

Localités: Green Harbour, Green Harbour B, Amsterdam Island.

Centropyxis laevigata Penard (11).

Quelques coquilles vides seulement, trouvées à Green Harbour et Amsterdam Island.

Heleopera petricola Leidy.

Cette espèce existait au Spitzberg, en assez grande abondance, sous deux formes bien distinctes. La première est cette variété caractéristique des mousses dont il est question dans mon dernier ouvrage (12) pag. 384 et que l'on y voit figurée à la pag. 382, fig. 6. Elle est allongée, jaunâtre ou brunâtre et à peine comprimée sauf aux abords de la bouche; la longueur en était en moyenne, au Spitzberg, de 80 à 90 μ.

La seconde était représentée par une variété beaucoup plus grande, de 125 μ en moyenne, large, fortement comprimée, et d'une teinte brunâtre-jaunâtre, ou légèrement violacée. Sous l'influence de l'acide sulfurique concentré, la couleur passait au rose brique très clair. C'est probablement là la forme que Scourfield a trouvée dans deux de ses collections; l'auteur anglais attire également l'attention sur la teinte faiblement nuancée de violet que revêt la coquille.

Cette variété se rapproche beaucoup de celle qui vit au fond du lac de Genève, et que j'ai appelée var. amethystea; mais cette dernière est encore plus grande, bien plus transparente et plus pure de couleur.

C'est, disons-le en passant, une particularité de presque toutes les espèces appartenant au genre Heleopera que de tendre à revêtir une teinte rosée; cette teinte, fréquemment absente ou cachée

sur le vivant, apparaît plus distinctement sous l'action de l'acide sulfurique. C'est ainsi que les individus appartenant à la première forme qui vient d'être citée, prenaient au passage du réactif, une nuance fleur de pêcher, à peine indiquée, mais certaine. J'ai montré ailleurs (12) que cette teinte rosée pouvait être attribuée au manganèse.

Localité: Amsterdam Island.

Arcella arenaria Greeff (5).

Très rare, mais il s'en est rencontré quelques exemplaires, dont l'un en pleine activité, fait assez rare dans cette espèce timide. Elle est, ici comme ailleurs, extrêmement variable de taille, mais dépasse rarement 100 μ. Cette arcelle est caractéristique des mousses et des sphagnum.

Scourfield mentionne, comme trouvée une seule fois, sous la forme d'une coquille vide, l'Arcella artocrea de Leidy. „Elle concordait" dit-il, „très bien avec Arcella artocrea sous beaucoup de rapports, mais l'anneau de petits tubercules (!)[1] autour de la bouche était invisible, et le diamétre de la coquille était à peine de $^1/_{250}$''' (100 μ)." Il est fort probable que Scourfield a vu plutôt l'Arcella arenaria, espèce bien autonome et trés caractéristique. bien que depuis sa description par Greeff elle semble avoir toujours été oubliée, ou confondue avec l'Arcella artocrea de Leidy.

C'est cette espèce également qu'en 1890, dans l'ignorance du travail de Greeff, j'avais appelée Arcella microstoma. Quant à l'Arcella artocrea de Leidy (A. catinus Penard) elle habite les sphagnum et ne semble jamais avoir été observée dans les mousses ordinaires.

Localités: Green Harbour, Green Harb. B, Amsterdam Island.

Nebela collaris Leidy (9).

Cette Nebela s'est montrée dans les mousses de l'Ile d'Amsterdam, où beaucoup d'individus ont repris vie; elle y était assez variable de forme et de taille. Scourfield l'indique comme plutôt commune, et souvent déformée; l'auteur anglais a rencontré quelques exemplaires du type figuré par Leidy dans sa planche XXIV fig. 12, et qui représenteraient alors une espèce différente, la Nebela crenulata Penard, que je n'ai pas trouvée au Spitzberg.

[1]) Ce ne sont pas des tubercules, mais des perforations.

Nebela lageniformis Penard (11).

Assez commune à Green Harbonr B, comme à l'île d'Amsterdam; dans ces deux localités, toux les animaux étaient enkystés, ou bien à l'état de coquilles vides.

Scourfield cite comme assez fréqnente la Nebela barbata de Leidy, mais déponrvue de prolongements épineux; il est probable que c'est là la Nebela lageniformis, qui me semble différente de la Nebela barbata; cette dernière serait plutôt synonyme de la Nebela Americana Taranek (voir Penard, 12. p. 356 et 363).

Nebela bigibbosa Penard (11).

Cette espèce intéressante se trouvait, en petite quantité et presque toujours sous la forme de coquilles vides, dans la mousse de Green Harbour B.

Dans cette espèce la coquille, grande et large, à écailles petites et ovales, porte habituellement au niveau de son tiers antérieur deux pores latéraux, l'un à droite, l'autre à gauche. De plus, tont près de ces pores on remarque une dépression cupuliforme, dont le

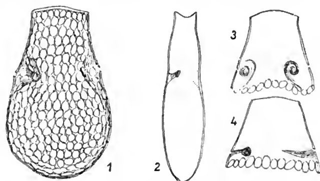


Fig. VII. Nebela bigibbosa.
1. Coque vue par sa face large. — 2. Une autre, vue par son côté étroit. — 3 et 4. Détails des ornements latéraux.

fond se termine en un tube, qui se dirige vers l'intérieur et traverse la coqne d'une paroi à l'autre dans le sens de son plus petit axe (fig. 1). Les tubes ne partent pas d'une seule et même face de la coqne, mais ils suivent un chemin diamétralement opposé, pour aboutir l'un à une paroi, l'autre à une autre; de la sorte, si l'objectif est mis au point sur l'origine d'une des dépressions tubulaires, pour

voir l'autre dépression à son origine aussi, il faudra abaisser ou relever cet objectif (fig. 2).

Cependant, si telle est en principe la construction de cet appendice, il s'en faut de beaucoup qu'en réalité les choses se passent toujours ainsi. Fréquemment, le plus souvent même, le tube se ferme bien vite, en prenant une teinte foncée, et ce n'est plus alors qu'une bandelette; de plus cette bandelette ne traverse pas toujours l'intérieur de la coque; fréquemment elle s'arrête en chemin, et pointe dans le vide; d'autres fois elle dévie vers les côtés ou vers le bas; elle-même enfin peut dans sa forme présenter des variations considérables. Souvent aussi les dépressions des parois présentent à la vue une ligne spiralée au fond de laquelle la bride brunâtre prend naissance (fig. 3); enfin, plus rarement, cette bride semble naître non pas au fond d'une dépression, mais sur le côté même de la coquille. Mais quel que soit le degré de déformation du type primitif, il n'en reste pas moins certain que le trait caractéristique de l'espèce, c. à d. l'existence de deux tubes ou brides internes, ne manque jamais sur aucun individu.

La Nebela bigibbosa, récoltée une première fois aux environs de Wiesbaden et décrite en 1890 (11), n'avait jamais été revue depuis; après l'avoir cherchée un peu partout en Europe et en Amérique, j'avais renoncé à la retrouver, et si je n'en avais pas possédé une préparation microscopique j'en serais peut-être arrivé à attribuer la description de cette espèce à une erreur d'observation, lorsque tout-à-coup elle s'est montrée au Spitzberg, où c'est avec un véritable plaisir que j'ai constaté sa présence.

Cette espèce est absolument distincte de la Nebela hippocrepis Leidy, dont Blochmann a cru pouvoir la rapprocher.

Quadrula irregularis Archer.[1])

En 1891 je décrivais [2]) sous le nom de Quadrula globulosa un rhizopode de forme plus ou moins globuleuse, et revêtu de plaques carrées; deux ans plus tard, en 1893,[3]) le nom de Quadrula discoides était appliqué à une espèce fort semblable à la précédente, mais plus petite et fortement comprimée. J'ignorais à cette époque

[1]) W. Archer: Résumé of recent contributions to our knowledge of freshwater Rhizopoda. Quart. Journ. of Micr. Science new ser. Vol. XVII. 1877.

[2]) E. Penard: Contributions à l'étude des rhizopodes du Léman. Archives des sciences physiques et nat. 3e période. T. XXVI. 1893.

[3]) E. Penard: Pelomyxa palustris et quelques autres organismes inférieurs. Ibidem. T. XXIX. 1893.

(comme d'ailleurs je l'ai ignoré jnsqu'à ces derniers temps, n'ayant eu jusque là à ma disposition qu'nu compte-rendu du travail d'Archer) qu'eu 1877 déjà, Archer avait décrit une Quadrula irregularis et eu 1891 Cash [1]) une Quadrula monensis. Or ces deux espèces, que tout récemment West (15) a montré devoir n'en faire qu'uue senle, soit Quadrula irregularis Archer, se rapporteut eu même temps à la Quad. discoides et à la Quad. globulosa. De son côté Lagerheim (6), eu 1901, publiait uue Quadrula subglobosa. qni ue serait autre que la Quadrula globulosa Penard. Un peu plns tard, en 1902, Lagerheim (7) revenait snr la questiou, et tout eu se rangeant d'une manière géuérale à l'avis de West, coucluait en tout cas à une autonomie réelle de sa Quadrula subglobosa, laquelle, malgré son analogie avec la Quad. globulosa, se distinguerait de cette espèce comme de toutes les autres du genre par le fait, unique chez les rhizopodes d'eau douce, de l'existence de plaques carrées non pas siliceuses ou chitinenses. comme on les a tonjours décrites, mais formées d'uue combiuaison de calcium.

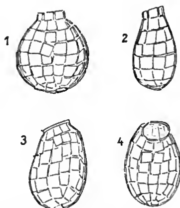


Fig. VIII. Quadrula irregularis.
1. Côté large. — 2. Côté étroit. — 3. Autre individu, vu de côté. — 4. Le même, vu de face.

Après avoir pris counaissance des travaux de Lagerheim, j'ai fait dernièremeut de mon côté des expériences snr un certain nombre d'exemplaires du genre Quadrula appartenant aux formes globu-

[1]) Cash: Quadrula monensis. Trausact. Mauchester Micr. Soc. T. II p. 50. 1891.

losa (du lac de Genève) et discoides.[1]) Mon procédé consistait à isoler un individu, puis sous le microscope à faire arriver sur lui une gouttelette minuscule d'acide sulfurique. Au moment alors où l'acide arrivait au contact de la coquille, on voyait cette dernière se dissoudre instantanément; mais il restait une fine pellicule chitineuse, gardant les contours de la coque et les marques des plaques carrées. Le plus souvent il se formait en même temps une bulle de gaz, qui remplissait la coquille; mais cette bulle devait provenir plutôt d'une réaction sur le contenu même de cette enveloppe, car sur des coquilles vides et propres, il ne se produisait pas de bulle. Si à ce moment, en couvrant le tout d'une lamelle, on poussait légèrement le couvre-objet, on arrivait à faire rouler la pellicule chitineuse sur elle même, et on la voyait se plisser et prendre la forme d'une corde, sans montrer aucune trace d'éléments solides. Si par contre on transporte un instant la lamelle au-dessus d'une flamme, la pellicule se dissout complètement dans l'acide bouillant et l'on en chercherait en vain la moindre trace.

Ainsi se trouvent confirmées les expériences du professeur de Stockholm. La Quadrula irregularis (soit monensis, discoides, globulosa) est recouverte de plaques calcaires ou formées d'une combinaison de calcium, et disposées les unes à côté des autres sur une pellicule chitineuse très fine. C'est donc à Lagerheim que nous devons cette constatation, vraiment intéressante, car nous aurions là le seul Rhizopode d'eau douce à carapace calcaire que l'on connaisse. Mais en même temps il me semble que Lagerheim se verra obligé de renoncer à sa Quadrula subglobosa qui devient par là identique à la Quadrula globulosa.

---

[1]) Un essai fait avec la Quadrula symmetrica, sur un petit exemplaire de forme typique, a donné des résultats douteux, la coquille ayant été emportée au loin au moment même où l'acide arrivait; et depuis, je n'ai pas pu me procurer cette espèce. Par contre, dans une expérience très bien conduite sur cette forme géante de Quadrula symmetrica qu'en 1891 j'avais rapportée des Montagnes Rocheuses du Colorado, et décrite comme variété „irregularis" (E. Penard, Rocky Mountain Rhizopods. American Naturalist, Déc. 1891), l'acide sulfurique n'a produit aucune action sur les plaques, qui sont restées parfaitement intactes même dans l'acide bouillant. Ce dernier n'a fait que dissoudre la pellicule chitineuse, en laissant les plaques parfaitement nettes, et formées en apparence de silice pure. L'acide acétique n'a opéré non plus aucun effet. Peut-être ne serait-il par téméraire de supposer que dans le genre Quadrula, les plaques sont composées d'un mélange de silice et de calcium, et que dans certaines espèces ou certaines variétés c'est l'un de ces deux minéraux qui domine, jusqu'à remplacer l'autre presque complètement.

Cette dernière d'ailleurs n'a pas plus que la *Quadrula discoides* ni que la *Quad. monensis*, de véritable raison d'être, en tant du moins qu'espèce nettement déterminée. En effet, après avoir revu cette année ces différentes *Quadrula* tant dans le lac de Genève que dans les marais et les mousses des environs, j'ai pu m'assurer que, s'il y a dans certaines localités tendance à la formation de variétés qui peuvent jusqu'à un certain point revêtir quelque fixité dans leurs caractères,[1]) il existe d'un région à l'autre, et parfois dans une seule et même localité, tant de termes de passage, qu'il est impossible de voir dans cette *Quadrula* autre chose qu'une espèce éminemment polymorphe. Nous devrons donc lui rendre sa dénomination primitive, et l'appeler *Quadrula irregularis* Archer, quitte à conserver les termes de *monensis*, *subglobosa* ou *globulosa* comme des types de variétés spéciales.

Or il s'est rencontré, dans les mousses de l'Ile d'Amsterdam seulement, une *Quadrula irregularis*, mais qui aurait, elle aussi, quelque droit au titre de variété particulière. C'est une petite forme, de 28 à 30 μ en moyenne, et qui peut arriver, chez les individus de taille exceptionnelle, à 40 μ. Elle est tout entière revêtue de plaques carrées disposées sans beaucoup d'ordre. Elle se rapproche comme apparence tantôt du type *globulosa*, tantôt du type *discoides*; souvent aussi elle est quelque peu boursouflée et bosselée, irrégulière dans ses contours. Mais le type de beaucoup le plus fréquent est celui qu'on pourrait appeler „*oblonga*" (fig. 2, 3, 4): la coque est relativement allongée, sacciforme, et presque ronde en coupe traversale. De plus, la bouche, à ouverture arrondie, est habituellement entourée d'un léger rebord ou bourrelet (fig. 3) formé soit d'une matière amorphe, soit plus rarement de plaques semblables aux autres (fig. 1); enfin, ce qui est plus important, l'ouverture buccale n'est dans cette variété jamais absolument terminale, mais elle tronque la coquille en biais, en prenant ainsi une position quelque peu ventrale.

Comme il a été dit plus haut, cette *Quadrula* se trouvait dans mes mousses en assez grande abondance, mais seulement à Amsterdam Island. On ne la voyait que sous la forme de coquilles vides,

---

[1]) P. e. la forme *globulosa* grande et subsphérique dans le lac de Genève, et la var. *discoides*, petite et comprimée dans certaines mousses. A ce propos je mentionnerai une grande variété trouvée dernièrement dans les mousses aquatiques du marais de Bernex, et dans laquelle un certain nombre d'individus n'étaient plus discoïdes, mais elliptiques-pyriformes, et alors les plaques de ces individus avaient perdu leur forme carrée pour revêtir celle de *parallélogrammes-rectangles*. Ces plaques étaient également calcaires.

ou d'individus chez lesquels le plasma s'était enkysté, rétracté en une masse sphérique recouverte d'une pellicule protoplasmique durcie.

Phryganella hemisphaerica PENARD (12).

Un seul exemplaire, trouvé à Green Harbour, typique et en activité.

Pseudodifflugia gracilis SCHLUMBERGER.

Ce petit rhizopode n'était pas très rare à Green Harbour, où, comme partout d'ailleurs, il s'est montré assez variable dans la forme de sa coquille, laquelle est plus ou moins arrondie ou allongée suivant les individus. Beaucoup d'animaux étaient en parfaite santé, déployant des pseudopodes très longs et très fins.

Olivina monostomum FRENZEL (4).

FRENZEL, dans son étude sur les Protozoaires de la République Argentine, a décrit sous le nom de Olivina monostomum un très petit rhizopode, dont il n'avait trouvé que deux exemplaires, mais qui lui avait paru devoir constituer un genre à part.

Bien que les indications de FRENZEL ne soient pas très précises et que la figure qui les accompagne laisse à désirer, je n'hésite pas à identifier à cette espèce un organisme que mes mousses renfermaient en assez grande abondance, et que j'avais pu d'ailleurs étudier au printemps dernier dans les environs de Genève, où il existe également.

C'est une très petite espèce, de 12 à 14 μ de diamètre, rarement plus, de forme subsphérique ou plus souvent ovoïde. Bien qu'au premier abord le corps paraisse nu, on ne tarde pas à s'apercevoir, par un examen attentif, qu'il est entouré d'une membrane parfaitement hyaline, transparente, fine, et très souple à la bouche, où fréquemment cette enveloppe se voit légèrement invaginée et plissée autour de la base des pseudopodes. Mais dans les autres régions du corps les déformations sont à peine sensibles, et la membrane garde ses contours nets et arrondis. Sur un individu examiné de haut en bas, les contours sont ovales plutôt que ronds, et presque toujours en même temps réniformes, par le fait de l'existence d'un arc rentrant, et qui existe soit sur chacun des côtés, soit plus fréquemment sur un seul (fig. 2). Un examen attentif montre alors que cette encoche latérale provient de ce que la masse du plasma a été dans cette région comme repoussée vers l'intérieur; mais la membrane d'enveloppe n'a pas participé au mouvement et a gardé son contour lisse et arrondi,

laissant nn espace libre entre elle et le plasma. Cette figure réniforme est caractéristiqne; mais il faut ajouter qu'elle n'est pas absolnment particulière à cette espèce; on la retrouve, p. e. dans la Frenzelina reniformis (12).

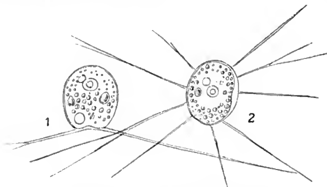


Fig. IX. Olivina monostomum.
1. Aspect habituel, de côté. — 2. Exemplaire vu d'en haut.

L'Olivina renferme constamment un nombre considérable de grains arrondis brillants, d'une nuance vert-olive, et très variables de volume suivant les individus. Ces grains se rencontrent surtont dans les zônes superficielles, laissant libres les parties profondes du plasma. Parfois, à mi-hauteur du corps, on plns en arrière, il existe nne zône de granulations plus foncées, qui représentent peut-être des déchets de nourriture. Souvent aussi parmi les grains brillants, il s'en trouve deux on trois beancoup plus gros, très réfringents sur leur bord (fig. 1).

Le noyau est peu distinct; sa place est non loin du fond de l'enveloppe, au sein d'un plasma clair; il possède, avec une membrane très fine et un snc nucléaire abondant, un nucléole central de volume relativement faible, compact en général, mais que j'ai trouvé un jonr crensé d'une forte lumière ou vacuole. Tout près du noyau se voit souvent une vésicnle contractile, et, plus fréquemment encore, une antre à la partie antérieure du corps.

L'enveloppe est, comme il a été dit plus hant, très fine et extensible à la bouche; cette dernière, arrondie, n'est presque jamais visible, et se referme complètement autour des pseudopodes. Ceux-ci sont très longs et filiformes; souvent il n'en existe que deux, ou trois, droits, non rameux, de même épaisseur sur toute leur longuenr. C'est là généralement le signe d'une marche rapide, et le psendopode

avance droit devant lui, comme une onde qui coulerait dans un canal étroit. Plus fréquemment l'animal déploie autour de lui des filaments en nombre plus considérable, extrêmement longs, souvent bifurqués, et analogues à ceux p. e. du genre Pseudodifflugia.

Bien que la description qui vient d'être donnée ne concorde pas dans tous ses traits avec celle de Frenzel, il me semble que nous avons bien ici l'Olivina monostomum; mais cette Olivina, il faut l'ajouter, n'est au fond pas autre chose qu'un Pamphagus.

Localités: Green Harbour; Amsterdam Island; abondant.

Pamphagus mutabilis Bailey.

Quelques individus seulement, d'ailleurs bien typiques et avec pseudopodes déployés. Green Harbour.

Pamphagus hirsutus spec. nov.

Ce petit rhizopode est revêtu d'une enveloppe pyriforme ou subsphérique, très souple et déformable à la bouche, mais beaucoup moins sur le reste du corps, et gardant toujours dans la partie postérieure de l'animal ses contours arrondis. Cette enveloppe, à double contour bien net, incolore, transparente, jamais striée, est hérissée sur toute la surface de soies droites, jamais recourbées,

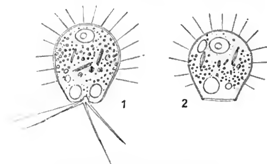


Fig. X. Pamphagus hirsutus.
1. Aspect habituel. — 2. Autre individu, avec péristome largement ouvert.

hyalines, fine, acérées, très longues (dépassant parfois le demi-diamètre du corps), implantées à angle droit sur la membrane. Ces soies ou aiguilles, qui ne manquent jamais sur aucun individu, sont très résistantes à l'action des réactifs; cependant l'acide sulfurique concentré les dissout facilement.

Le plasma, qui remplit l'enveloppe tout entière, est d'un bleu clair légèrement verdâtre, et se montre constamment rempli de myriades de grains verdâtres ou jaunâtres, globuleux, extrêmement petits, en même temps qu'il en contient souvent d'autres plus gros, brillants, moins nombreux. Il renferme aussi dans la règle un nombre assez considérable de proies, sous la forme de diatomées et de débris végétaux, logés généralement dans une zône moyenne entre la bouche et le noyau. Ce dernier, situé au fond de l'enveloppe sous le dôme central, est fort gros, plutôt ovoïde, et renferme un nucléole unique, globuleux et relativement petit.

Tout contre le noyau se voit souvent, mais pas toujours, une vésicule contractile. Dans la partie antérieure, près de la bouche, on remarque également dans la règle une vésicule, et plus souvent encore deux. Mais, chose curieuse, ces vésicules antérieures présentent des caractères spéciaux; ce sont plutôt des lacunes, creusées dans le plasma, et qui le plus souvent ne battent pas, mais grandissent et diminuent lentement, parfois se rejoignent et se fondent en une seule, mais restent très longtemps à l'état de diastole. Comme cependant il m'a été quelquefois possible d'assister à une systole brusque et normale, il n'y a pas lieu de considérer ces lacunes comme autre chose que des vésicules contractiles.

L'ouverture buccale, comme nous l'avons vu, est très extensible; dans l'individu représenté par la fig. 2, par exemple, où elle est largement ouverte, elle se trouva un instant après presque complètement fermée, ne laissant plus voir qu'une petite lumière. Souvent aussi les bords du péristome s'invaginent quelque peu; beaucoup plus rarement au contraire il se produit une dilatation à l'extérieur. Les pseudopodes qui sortent de cette ouverture sont délicats, filiformes, droits, longs et pâles, assez agiles, et ne forment pas d'anastomoses.

La taille varie le plus souvent entre 23 et 28 μ, sans y comprendre les soies de l'enveloppe; un exemplaire d'une longueur tout-à-fait exceptionnelle arrivait à 37 μ.

Dans cette espèce j'ai trouvé un jour un individu double, les deux enveloppes étant soudées par leurs côtés et fusionnées en une seule; chaque individu avait cependant conservé son noyau, sa bouche, et ses deux vésicules antérieures; mais en arrière on ne voyait qu'une grande vésicule contractile, entre les deux noyaux.

Localité: Green Harbour; grande abondance entout temps.

Au commencement de cette année, West (15) a décrit sous le nom de Cochliopodium longispinum un rhizopode qui ressemble étrangement à notre Pamphagus. Mais l'espèce est plus grande, et. ce qui est plus important, les psendopodes y sont décrits comme „peu nombreux, larges et étalés, granuleux dans leur partie centrale mais hyalins et indistincts vers les bords". La figure de West montre en effet des pseudopodes largement étalés en patte d'oie; mais à part cela l'espèce paraît presque identiqne au Pamphagus du Spitzberg.

Si nous ajoutons que West semble avoir examiné pen d'individus, et que d'autre part moi-même, aux environs de Genève, j'ai trouvé un exemplaire on deux de Pamphagus hirsutus avec plasma temporairement étalé en larges dents, on admettra la possibilité d'une identité entre le Cochliopodium longispinnm et le Pamphagus hirsutus.[1]) Mais l'organisme qui nous occupe ici. est bien un véritable Pamphagus, cela d'antant plus que le Pamphagus hirsutus doit se rapprocher étonnamment du Pamphagus armatus dont Lauterborn a donné il y a deux ans une diagnose préliminaire. Malheureusement la description complète, avec figures, n'a pas encore paru, et tout ce que nous savons, c'est que le Pamphagus armatus est beaucoup plus grand que le Pamphagus hirsutus, et qu'il est revêtu sur toute sa surface d'aiguillons recourbés en arrière, ce qui n'est jamais le cas dans l'espèce qui nous occupe.

En définitive, il me semble qu'il vaut mieux, pour le moment, admettre le Pamphagus du Spitzberg comme espèce autonome et ne pas l'assimiler au Cochliopodium longispinum de West. d'autant plus que ce dernier, décrit d'une maniére assez succincte. pourrait bien être le Cochliopodium echinatum de Korotneff. leqnel diffère alors certainement dn Pamphagus hirsutus.

Euglypha alveolata Dujardin.

Scourfield cite comme provenant du Spitzberg „quelques spécimens de la forme sans épines". Mes mousses d'Amsterdam Island renfermaient également de rares Euglypha qni revêtaient la forme typique de cette espèce, et avaient une longueur de 90 μ environ.

[1]) Le genre Cochliopodum est composé à l'heure qu'il est de types spécifiques si extraordinairement différents entre eux que plusieurs trouveraient leur place tout aussi bien dans le genre Pamphagus.

Par contre, à Green Harbour, il existait en grande abondance nne forme beaucoup plus petite, à coquille légérement comprimée, à écailles buccales finement denticulées. La plupart des individus étaient en parfaite santé et se mouvaient activement; beaucoup se voyaient accouplés, ou en cours de division. En partant alors de cette variété bien nette, on pouvait suivre toute une série de formes qui devenaient toujours plus petites, et finissaient par aboutir à des individus dont la longueur n'excédait pas 10 à 15 μ. Peut-être était-ce là l'Englypha pusilla de Entz[1]) ou bien faut-il considérer ces petits individus comme des formes jeunes de l'Euglypha alveolata, espèce éminement polymorphe.

Euglypha laevis Perty.

On rencontrait à Green Harbour de rares exemplaires de cette petite espèce, telle au moins que je l'ai comprise et décrite cette année (12).

Euglypha ciliata Ehrenb. spec.

Assez abondante à Green Harbour, avec ou sans aiguilles suivant les individus.

Euglypha strigosa Leidy (9).

Très rare. Green Harbour B.

Euglypha compressa Carter.

Cette belle espèce, de taille relativement forte, était assez abondante à Green Harbour, et s'est rencontrée également, plus rare, à l'île d'Amsterdam, la plupart du temps sous sa forme lisse, dépourvue d'aiguilles. La coquille ne différait de celle du type ni comme apparence, ni comme taille (70—75 μ en moyenne), mais les écailles étaient constamment plus petites, et alors plus nombreuses; leur longueur n'excédait pas 4—5 μ, tandis que dans les individus qne l'on récolte aux environs de Genève elle est en moyenne de 7 μ.

Les individns en état d'activité, avec pseudopodes déployés, étaient plutôt rares; mais on rencontrait fréquemment cette espèce dans des conditions toutes particuliéres: la coquille, fermée à sa partie antérieure par un opercule ou bouchon de débris foncés, solidement nnis les uns aux autres par un ciment jaunâtre, renfermait en arrière de cet opercule non pas un plasma arrondi ou un kyste ordinaire, mais un gros corps fusiforme, renflé sur ses côtés et étiré

[1]) Naturhist. Hefte des Nat. Museums in Budapest. Heft 1. 1877.

à ses deux extrémités. L'une des extrémités alors, simplement terminée en pointe mousse, était appuyée contre l'opercule, ou bien contre une des parois internes de la coqnille; l'autre, l'extrémité distale, faisait d'abord un coude, puis se terminait en une tubulure, laquelle, dans tous les individus sans exception, faisait très-légèrement saillie au dehors de la coque, après en avoir désagrégé quelques écailles (fig. 1). Presque tous ces utricules fusiformes ou kystes,

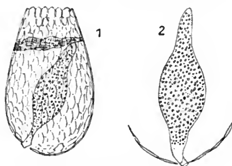


Fig. XI. **Euglypha compressa.**
1. Coquille renfermant un kyste. — 2. Détails du kyste.

à membrane très-légèrement jaunâtre, lisse, chitineuse, souple, étaient vides, et l'on voyait la tubulure distale ouverte à son sommet; d'autres, très rares, se montraient remplis, jusqu'au niveau du coude distal, d'une masse compacte de granulations jaunâtres; puis venait un espace vide, et l'extrémité même de la tubulure était fermée par un bouchon de ciment, ou de colle, d'un bleu tendre. Sur un individu isolé et conservé toute une nuit dans une goutte d'eau sous la lamelle, je vis au matin les granulations envahir l'espace interne de la tubulure et arriver jusqu'au bouchon; à midi, le bouchon avait été repoussé, mais restait encore attenant à la coquille, à laquelle il était collé par un de ses bords, et près de la tubulure ouverte on voyait un certain nombre des petits grains qui primitivement avaient rempli le kyste.

Ce sont malheureusement là tous les renseignements que j'ai pu obtenir sur ces corps d'apparence si curieuse; malgré des essais répétés, ces kystes n'ont jamais voulu révéler leurs secrets.

Si nous cherchons maintenant à comprendre la nature de ces corps fusiformes, il n'y a, me semble-t-il, que deux explications possibles: ou bien ce sont des parasites enkystés, ou bien il faut y voir des kystes d'une nature particulière, et formés par l'**Euglypha**.

Pour mon compte, je serais porté à adopter cette seconde éventualité, et cela ponr les raisons suivantes: 1° Jamais aucun de ces kystes ne s'est montré ailleurs que dans l'Euglypha compressa. 2° Toujours il existait, concurremment avec le kyste, un solide opercule ou bouchon de débris, et par contre la coque ne renfermait jamais aucune trace de plasma ni de débris ou déchets de nourriture. Si donc il s'était introduit un parasite, ce n'aurait été que pendant la vie de l'animal, puisque celui-ci avait, de fait, eu le temps de se construire cet opercule si caractéristique des rhizopodes; mais d'un autre côté, le parasite introduit dans le plasma de l'animal l'aurait tué ou rendu malade, l'aurait empêché de se construire un opercnle, ou même si le rhizopode avait pu s'en construire un, on aurait retrouvé des traces de son plasma, des produits d'excrétion, des débris, tandis que rien de tout cela n'existait.

Il me parait donc probable qu'il y a dans la présence de ces kystes fusiformes quelque chose de normal dans la vie de l'espèce; mais seules des observations plus précises pourront nous éclairer sous ce rapport.

Scourfield doit certainement avoir entrevu l'Euglypha compressa, qu'il mentionne même comme synonyme de l'Euglypha ciliata, qu'il a rencontrée.

Euglypha cristata Leidy.

Un senl individu, trouvé à Green Harbour. Scourfield l'indique également comme rare.

Trinema enchelys Ehrenberg spec.

Assez abondant, soit dans sa strncture typique, soit aussi sous la forme de cette variété bien distincte, particulière aux mousses, à large visière très franche, qui se trouve figurée à la page 527, fig. 5, de mon traité sur les Rhizopodes (12).

Localités: Green Harbour; Amsterdam Island.

Scourfield indiqne cette espèce comme très commnne, et éminemment variable. C'est en effet l'un des Rhizopodes les plus polymorphes que l'on puisse rencontrer; mais j'ai cru dans le temps devoir en détacher, comme me paraissant bien fixées, les deux formes suivantes, que Scourfield aura vues aussi sans doute:

Trinema complanatum Penard (11. 12).

Pas très-rare, surtout à Green Harbour B.

Trinema lineare PENARD (11. 12).

Assez commun dans les trois stations étudiées.

Assulina minor PENARD (11. 12).

SCOURFIELD indique l'Assulina seminulum de LEIDY comme se trouvant, bien qu'assez rare, dans ses collections. Dans mes trois échantillons de mousses, on trouvait la petite forme que dans le temps j'avais séparée de l'espéce de Leidy pour en faire l'Assulina minor.

Les exemplaires en étaient souvent de forte taille (50 μ); très-fréquemment ils avaient perdu leur teinte brun-clair caractéristique, et se montraient parfaitement incolores.

On sait que l'Assulina est toujours excessivement timide, et qu'il est extraordinairement rare de lui voir déployer ses pseudopodes; or au Spitzberg on pouvait examiner ces pseudopodes sur des individus relativement assez nombreux.

Quant à l'Assulina seminulum typique, elle était complétement absente de mes collections.

Corythion dubium TARANEK.

Cette espéce, parfaitement typique, bien que peu abondante, s'est trouvée à Green Harbour B, sous la forme d'individus d'assez forte taille, (40—50 μ), plutôt arrondis, et, relativement plus larges qu'on ne les voit généralement.

Corythion pulchellum PENARD (11. 12).

Green Harbour, très rare.

Nuclearia caulescens spec. nova.

Avec le genre Nuclearia, nous arrivons aux Héliozoaires, ou plutôt, pourrions-nous dire, aux Pseudo-héliozaires, car plusieurs auteurs se sont, à juste titre selon moi, refusé à admettre le genre Nuclearia parmi les Héliozoaires proprement dits.

Or dans les mousses de Green Harbour, j'ai pu examiner pendant tout le temps qu'a duré mon étude, un organisme qui s'y trouvait abondant, et qui, sous sa forme la plus simple au moins, présente tous les caractères des Nuclearia, bien qu'il soit impossible de le faire rentrer dans aucune des rares espèces jusqu'ici décrites.

C'est, à son état de plus grande simplicité, un petit organisme de 16 à 20 μ environ de diamètre, sphérique en général, mais susceptible de déformations d'ailleurs toujours très faibles.

Le corps nu, d'une teinte bleuâtre tirant sur le vert, renferme toujours un nombre plus ou moins considérable de grains et de

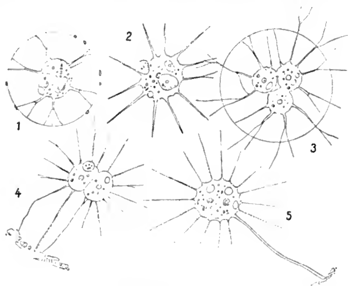


Fig. XII. Nuclearia caulescens. α.

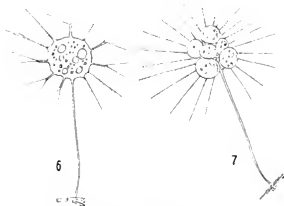


Fig. XIII. Nuclearia caulescens. β.

1. L'animal entouré d'une gaine mucilagineuse. — 2. Un autre, dépourvu de mucilage. — 3. Individu à gros bourgeons. — 4. Individu divisé, se fixant à des débris. — 5. Forme fixée. — 6. Le même individu un instant après. — 7. Forme fixée avec bourgeons.

sphérules d'un bleu mat, noyés dans un plasma finement cendré. Il n'existe pas d'endoplasme véritable, mais la région la plus interne du corps est plus claire, à peu près dépourvue de grains, et renferme un noyau très pâle, de taille plutôt forte, mais difficile à distinguer (au contraire de ce qui se passe dans le genre Nuclearia en général où le noyau est bien visible), et à gros nucléole central et compact.

La présence de deux noyaux, ou même de trois ou de quatre, constitue un fait anormal, et que l'on peut probablement rattacher à un processus précédant une division de l'animal.

En outre il existe au moins une vésicule contractile, et plus souvent deux ou trois, grandes, nettes et faisant lors de leur plus grande extension saillie en dehors du corps.

Les pseudopodes rayonnent dans toutes les directions de l'espace, et, trait caractéristique, ils se présentent sous deux formes différentes: tantôt droits, effilés, très longs, quelque peu granulés, plus rigides que ceux des Nuclearia en général; tantôt au contraire bifurqués, et cette bifurcation se fait alors le plus souvent d'une manière toute particulière: la branche mère, en arrière de la bifurcation, est relativement très-large sur toute sa longueur; puis à ce sommet même prennent naissance, à gauche et à droite, deux filaments beaucoup plus fins, qui semblent plutôt greffés sur un tronc brusquement tronqué que produits par un bifurcation ordinaire.

Ces deux formes de pseudopodes, droits ou bifurqués, peuvent se montrer sur le même individu, l'une des formes succédant à l'autre, ou aussi coexister les unes à côté des autres, et il est même plutôt rare que les pseudopodes d'un animal revêtent tous l'un de ces deux types à l'exclusion de l'autre.

Il faut ajouter cependant que parfois les pseudopodes se voient bifurqués d'une manière beaucoup plus simple, surtout s'ils sont très allongés, et qu'ils peuvent alors devenir rameux (fig. 3).

La description précédente s'applique à la forme nue de la Nuclearia caulescens; mais il en existe une autre, tout aussi fréquente; c'est celle où le corps est entouré d'une épaisse enveloppe de mucilage, très régulière et parfaitement arrondie, et si transparente que parfois on ne la distingue que grâce aux microbes qui s'y trouvent adhérer. Du reste, à part le mucilage, tout dans ces individus est absolument identique à la forme nue: les pseudopodes cependant n'existent parfois qu'à l'intérieur du mucilage, qu'ils traversent sans le dépasser, et où on les voit, soit droits, soit, plus souvent, bifurqués de la manière typique.

Telle est notre Nucléaire réduite à sa plus simple expression. Mais les individus tels qu'ils viennent d'être décrits n'étaient pas les plus abondants dans mes mousses, loin de là; bien plus souvent l'animal permettait de constater des phénomènes de bourgeonnement, et après avoir examiné ces phénomènes sur plusieurs centaines d'individus (sans réussir, il est vrai, faute de temps et de conditions suffisamment favorables, à les suivre sur un même individu), voici comment je puis les décrire:

Dans l'intérieur du corps on voit se dessiner une, deux, ou plusieurs masses nettement distinctes du reste du plasma, et qui feraient croire à la présence de grosses proies, ou d'embryons internes. Ces masses restent d'abord incluses tout entières dans le corps; mais peu à peu elles arrivent à faire saillie à l'extérieur, et ce sont alors de véritables bourgeons (fig. 2).

Pendant longtemps encore ces bourgeons, qui possèdent chacun une petite vésicule contractile et un noyau, ne semblent pas faire obstacle à la vie propre du parent, qui garde son noyau, ses vésicules contractiles et ses pseudopodes; mais plus tard les bourgeons eux-mêmes se revêtent de leurs propres pseudopodes, se différencient toujours plus, le parent disparaît, résorbé ou peut-être ramassé en un bourgeon spécial, et l'on n'a plus qu'un groupe de 2, 3, 4 ou 5 individus soudés les uns aux autres, tantôt nus (fig. 4), tantôt entourés d'une enveloppe mucilagineuse (fig. 3).

Les animaux ainsi agglomérés semblent rester en général très longtemps unis, comme s'il y avait là une vie commune qu'ils ne sont pas pressés de quitter; mais quelquefois aussi ils se séparent, et chacun s'en va lentement de son côté.[1])

Un trait distinctif de cette espèce, c'est l'habitude qu'ont ses représentants de se fixer aux objets à portée desquels ils se trouvent, et cette fixation se fait d'une manière toute particulière: arrivé à quelque distance p. e. d'un amas de débris, l'un des pseudopodes s'allonge, s'élargit, se recourbe ou se divise en plusieurs branches, puis le tout se fixe à l'objet atteint, et l'on a devant les yeux une sorte de pédoncule plus large et plus long que les pseudopodes ordinaires, et formé en apparence d'un plasma durci. Souvent d'autres pseudopodes viennent se fixer non loin du premier (fig. 4), ou bien aussi, quand l'animal est entouré de débris sur plusieurs

[1]) Ces différents processus sont si lents qu'une seule fois il n'est arrivé de voir deux animaux se séparer, mais plus souvent j'en ai trouvé qui n'étaient plus rattachés au parent que par un pont.

côtés à la fois, il pent se montrer attaché par des filaments de direction diamètralement opposée. An moyen de cette sorte de pédicule ou de byssus, l'animal (ou la colonie) reste fixé an sol avec une ténacité extraordinaire, et si quelqne courant trop violent, p. e., vient tenter de l'emporter, c'est la tête qni partira, et le byssus restera adhérent au sontien.

L'animal ainsi fixé semble donc avoir perdn toute liberté de locomotion; mais il n'est pas impossible qu'il puisse, à volonté, ramollir ou redissoudre son ou ses pédicules; il fant remarqner cependant qne même les individus libres se meuvent à peine; au contraire de ce qui se passe en général dans le genre Nuclearia, on peut les examiner longtemps sans les voir se déplacer d'une manière bien appréciable.

Les différents processus auxquels nons avons assisté jusqu'ici se rapportent à une seule espèce; il n'y a là pas de doute possible. Mais faut-il aller plus loin et considérer comme représentant une phase définitive dans la vie de la Nuclearia caulescens un petit organisme dont, pendant quelqnes jours seulement, du 15 au 20 Octobre, j'ai rencontré un certain nombre d'individus?

Le corps était identique à celui de la Nuclearia canlescens, et de taille égale; les psendopodes rayonnaient dans toutes les directions de l'espace, et se montraient ou bien très-fins, rigides, droits, légèrement granulés (fig. 5), ou bien bifurqués, divariqués de la manière spéciale précédemment décrite (fig. 6); les fig. 5 et 6 représentant p. e. un même individu examiné à 20 minutes de distance.

Tantôt le corps était simple, tantôt il se voyait composé de bourgeons bien distincts. Tout concordait en somme avec la Nuclearia caulescens, sauf que peut-être les pseudopodes rayonnants et droits étaient particulièrement rigides et longs, et rappelaient mieux ceux d'un héliozoaire typique. Mais ces individus différaient de tous les autres par la présence d'un pédoncule véritable, hyalin, lisse, plus ou moins long, mince, probablement plein, bien que par une illusion d'optique il parût parfois crenx. Ce pédoncule, relativement beaucoup plus étroit que ne l'est p. e. celui de la Clathrulina elegans, fixait l'animal solidement an sol, et lui donnait l'apparence d'une petite Clathrulina dépourvne d'enveloppe. Presque tous les individus étaient nus; l'un d'eux cependant montrait une indication de revêtement mucilagineux, s'il est permis de tirer cette conclusion de la présence de microbes disposés en cercle à une certaine distance du corps et probablement englués à un mncilage invisible.

Pour moi, nous avons encore là la Nuclearia caulescens; il serait étonnant en effet que denx organismes spécifiquement distincts pussent se ressembler jusque dans des détails si caractéristiques. Il m'est arrivé d'ailleurs, nne fois ou deux, de rencontrer des animaux fixés dont on ne pouvait dire si la tige était celle du premier type décrit plutôt qne celle du second.

Un senl caractère, pourtant, me ferait hésiter sur une identité de ces deux organismes: dans la forme fixée, les pseudopodes sont tout particulièrement rigides, fins et granulés, et rappellent de très près ceux de la Clathrulina..... Et cependant nous avons vu qu'ils penvent d'un moment à l'autre revêtir la forme divariquée caractéristique de la Nuclearia caulescens!

Acanthocystis spinifera Greeff.

Green Harbour; pas très rare. Scourfield mentionne une Acanthocystis qu'il pense devoir rapporter à cet héliozoaire; mais d'après les indications qu'il donne, je pense qu'il a en vue en même temps cette espèce et l'Acanthocystis myriospina, qui d'ailleurs ne se distingue guère de la précédente que par une taille inférieure et par la présence d'aiguilles extraordinairement nombreuses et d'une extrême finesse.

Acanthocystis myriospina Penard.

Cette espèce se voyait en assez grande abondance, à Green Harbour, mélangée à la précédente.

Raphidiophrys Brunii spec. nov.

Ce joli petit héliozoaire s'est montré pendant une quinzaine de jours en assez grande abondance, puis est devenu plus rare, et a fini par disparaître complètement.

C'est une espèce de très faible taille, de 12 à 13 μ de diamètre en moyenne, et n'arrivant que très rarement à 15 μ.

Le corps, d'un bleu clair et pur, est parfaitement arrondi; il possède un ectosarc, dans lequel se voient des petits grains à reflets verts, puis un endosarc excentrique, lequel renferme à son tour un noyau assez gros, compact, excentrique aussi, sphérique ou souvent quelqne peu inégal dans ses contours. La vésicule contractile est unique, grande, et fait saillie au dehors sur l'ectosarc.

Les pseudopodes sont fins, droit, longs, couverts de petites perles ou granulations comme dans toute la famille des Acanthocystides, et très-agiles, de sorte que l'animal se déplace rapidement, courant de

côté et d'autre avec la plus grande vivacité. Les animaux sont tonjours solitaires, jamais rénnis en colonies.

Jusque là cet organisme n'offre rien qni pnisse en faire une espèce spéciale; mais ses traits caractéristiques résident dans la nature de son enveloppe.

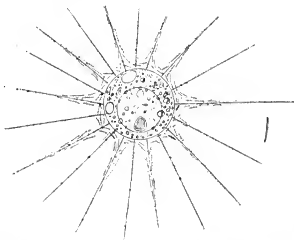


Fig. XIV. Raphidiophrys Bruuii. A droite un des spicules.

Si l'on examine en effet un individu sons un grossissement plutôt faible, on voit que le corps est revêtu d'une enveloppe étoilée, bleuâtre et en apparence protoplasmique; chacun des rayons de cette étoile, décroissant de largeur de la base au sommet, finit en pointe et semble représenter un pseudopode. Mais en réalité il n'en est pas ainsi: l'enveloppe est constituée par un nombre considérable de petites baguettes, on spicules droits ou à peine recourbés en alène, très fins, longs de 3—4 μ seulement et qui sont siliceux, comme j'ai pn m'en assurer. Ces spicules sont alors noyés dans un magma de matière protoplasmique, qui forme autour dn corps une couche assez épaisse. Ce plasma d'enveloppe grimpe le long des pseudopodes, entraînant avec lui un certain nombre de spicules (qui restent d'ailleurs tonjours particulièrement abondants près de la base du pseudopode) et l'ensemble de tous ces pseudopodes entourés de leur gaine donne l'image étoilée dont il a été parlé plus haut.[1])

[1]) Ces spicules sont très difficiles à distinguer sur le vivant; pour les voir facilement, on peut laisser sécher, sous le microscope, la gouttelette dans laquelle

Quant aux pseudopodes eux-mêmes, ils dépassent en général leur gaîne, et le rayon se termine en un filament qu'on a peine à suivre jusqu'à son extrémité; souvent aussi (comme c'est le cas dans toutes les Raphidiophrys) une partie seulement des pseudopodes sont revêtus d'une gaîne à spicules, et les autres restent nus. Plus rarement il arrive que les spicules ne grimpent pas du tout, et rien ne montre plus alors la forme étoilée caractéristique.

Ce petit organisme, grâce à la structure de son enveloppe, est bien certainement une Raphidiophrys, qui se distingue alors facilement de toutes les espèces du genre. Je suis heureux de le dédier à mon ami Brun, en souvenir du Spitzberg, et de l'obligeance avec laquelle il a mis ses récoltes à ma disposition.[1])

Clathrulina elegans Cienkowsky.

Clathrulina Cienkowskii? Mereschkowsky.

Scourfield a trouvé cette espèce sous la forme d'un unique exemplaire, de petite taille (51 μ), et avec des ouvertures légèrement irrégulières. Plus heureux, j'en ai vu quatre, très petits (de 31 à 46 μ), et qui tous se distinguaient nettement de la Clathrulina elegans typique par l'existence apparente de fortes dents ou aspérités, revêtant partout l'enveloppe; de plus les fenêtres ou perforations caractéristiques se montraient parfaitement arrondies, et non pas plus ou moins polygonales comme dans la forme type; elles étaient aussi relativement beaucoup plus petites et plus nombreuses. L'apparence générale était celle d'une merveilleuse dentelle à jour, à mailles rondes, et relevée de festons sur ses bords.

Quant au plasma, qui dans un des individus renfermait deux noyaux et dans un autre un seul, aux pseudopodes extrêmement nombreux, fins, rigides, longs et granulés, au pédoncule, tout était identique à ce que l'on voit dans la Clathrulina elegans.

Mais en réalité l'enveloppe n'est pas constituée comme elle paraît l'être au premier abord; il n'existe pas de dents véritables, et cette apparence est due à une autre cause. Dans la Clathrulina elegans typique déjà, on rencontre des individus à surface soit lisse, soit plus ou moins ornée de reliefs; ces reliefs proviennent d'un

---

est l'animal; au moment où l'eau commence à manquer, chaque spicule devient nettement visible. C'est sur des exemplaires isolés, puis mis à sec et soumis soit à l'action de l'acide sulfurique, soit à la chaleur rouge, que j'ai pu m'assurer de la nature siliceuse de ces spicules.

[1]) Cette espèce n'a rien à faire avec la Raphidiophrys socialis de Leidy, dont les spicules sont droits également.

léger renflement faisant cadre autour de chaque ouverture, et peuvent arriver, vus par la tranche, à simuler des denticulations; or dans la petite variété du Spitzberg, j'ai pu m'assurer qu'il en est parfaitement de même; mais le cadre de chaque fenêtre est ici relevé en une véritable collerette, tubulaire, si délicate d'ailleurs qu'on ne peut

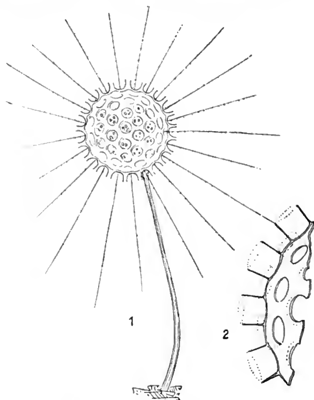


Fig. XV. Clathrulina elegans var.
1. Aspect général. — 2. Détail schématique des ornements dans cette variété.

la voir que par la tranche, où l'œil plonge sur la plus grande épaisseur possible de la matière chitineuse qui forme la tubulure. Quant à la ligne supérieure, qui devrait paraître joindre les deux côtés de la collerette l'un à l'autre, elle est absolument invisible, et de la sorte on croirait voir deux aiguillons parallèles plutôt qu'une tubulure. La figure 2 montre d'une manière schématique quelle doit être la disposition des ouvertures rondes et des tubulures.

Il est fort possible que cette petite Clathruline représente une variété distincte, bien qu'un des quatre échantillons trouvés, à perforations plus larges et à dents moins fortes, ait semblé montrer un retour vers le type ordinaire; mais il serait imprudent en tout cas de la considérer comme une espèce distincte.

Mereschkowsky (10) a décrit, en 1879, comme provenant du lac Onega, une petite Clathruline dont il semble n'avoir examiné qu'un seul individu, et qu'il a considérée comme représentant une espéce spéciale, la Clathrulina Cienkowskii. Mereschkowsky indique comme caractères spéciaux à son espèce l'existence d'ouvertures rondes et nombreuses, d'un pédoncule relativement très long et surtout d'aiguillons coniques, répartis d'une manière très régulière tout autour des fenêtres. Or la taille, la forme des ouvertures, correspondent avec la Clathruline du Spitzberg; le pédoncule ne signifie absolument rien, vu que dans la Clat. elegans on peut le trouver de toutes les longueurs possibles, et il ne resterait, pour caractériser cette nouvelle espéce, que ces aiguillons sur lesquels Mereschowsky se montre trés affirmatif. Or je ne serais pas étonné si ces aiguillons n'étaient en réalité que l'expression de ces rebords dont il a été parlé. La Clathrulina Cienkowskii serait alors probablement identique à cette du Spitzberg, c. à. d. une simple forme de la Clathrulina elegans; ou bien, si l'on veut considérer la Clat. Cienkowskii comme ayant droit au titre d'éspèce, la Clathruline du Spitzberg ne serait pas la Clat. elegans, mais bien la Clathrulina Cienkowskii.

Les Rhizopodes trouvés dans les mousses rapportées par Mr Brun comprennent donc 45 espéces, ce qui porte au double le nombre relevé par Scourfield. Pour compléter la liste des rhizopodes que nous connaissons au Spitzberg, il faudrait ajouter l'Actinophrys sol, puis une espèce indéterminée de Gromia, et peut-être une Chlamydophrys stercorea Cienk., trouvés par l'auteur anglais; nous arriverions ainsi au chiffre de 47 et peut-être 48 espèces.

Mais il est à supposer que ce chiffre sera rapidement dépassé, surtout dès que l'on aura pu étudier les sphagnum qui, bien que rares, doivent exister au Spitzberg.

Ouvrages consultés.

1) Bütschli, O.: Bronns Klassen nnd Ordnnngen des Tierreichs. I. Protozoa.
2) Cienkowsky, L.: Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. für mikros. Anat. Vol. 12. 1876.
3) Delage et Hérouard: Traité de Zoologie concrète. T. I. La Cellule et les Protozoaires. Paris 1896.
4) Frenzel, G.: Bibliotheca Zoologica. I. Die Protozoen. E. Nägele. Stnttgart.
5) Greeff, R.: Über in der Erde lebende Amöben. Arch. für mikr. Anat. Bd. II. 1866.
6) Lagerheim, G.: On Lämningar af Rhizopoder, Heliozoer .... Geol. Fören. Förhand. Nr. 209, Bd. 23, Heft 6. 1901.
7) Derselbe: Om Quadrula snbglobosa Lagerh. ibidem Nr. 215, Bd. 24, Heft 5. 1902.
8) Lauterborn, R.: Die Sapropelische Lebewelt. Zool. Anzeiger Bd. XXIV. 1901. Nr. 635.
9) Leidy, G.: Freshwater Rhizopods of North America. 1879.
10) Mereschkowsky: Stndien über Protozoen des nördl. Rußlands. Arch. für mikr. Anat. Bd. 16. 1879.
11) Penard, E.: Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mémoires Société Phys. et Hist. Nat. Genève. 1890.
12) Derselbe: Faune Rhizopodique du Bassin du Léman. H. Kündig édit. Genève. 1902.
13) Schaudinn, F.: Das Tierreich. Heliozoa. Berlin 1896.
14) Scourfield, J. D.: Freshwater Rhizopods from Spitzbergen. Proceed. Zoolog. Soc. London 1897.
15) West, G. S.: British Freshwater Rhizopods. Journal Linnaean Soc. Zool. XXVIII. 1901.

Sur quelques Protistes
voisins des Héliozoaires ou des Flagellates.

Par
Eugène Penard, docteur ès sciences.

(Hierzu 20 Textfiguren.)

Occupé depuis une année de l'étude des Héliozoaires des environs de Genève, j'ai eu l'occasion d'examiner tout au long quelques organismes, qui sans appartenir en fait à cet ordre, semblent se rattacher par certains côtés, les uns à ce groupe même de Protozoaires, les autres aux Flagellates; comme ces organismes sont en même temps nouveaux ou peu connus, et qu'ils présentent tous, soit dans leur morphologie soit dans leur physiologie, certains traits qui les rendent particulièrement intéressants, on me permettra de les décrire ici avec quelques détails:

Actinocoma ramosa gen. nov. spec. nov.

Dans une notice publiée l'année dernière sur les Héliozoaires,[1]) je consacrais quelques lignes à la description d'un organisme voisin des Actinophrys, et dont malheureusement je n'avais rencontré qu'un seul exemplaire, à la Pointe à la Bise sur les rivages du lac de Genève.

Cette année, au mois de Septembre, j'ai retrouvé ce protiste dans la même localité, peu abondant il est vrai, mais suffisamment pour me permettre d'en donner une description précise.

---

[1]) E. Penard: Sur quelques héliozoaires des environs de Genève. Revue Suisse de Zoologie. T. 9. 1901.

C'est un protozoaire toujours de petite taille, bien que variant dans les proportions assez fortes de 14 à 26 μ, non compris les pseudopodes; chacun de ces derniers peut de son côté atteindre au double du diamètre du corps; en les faisant entrer en compte, l'espace occupé par l'animal arrive alors parfois à dépasser 100 μ.

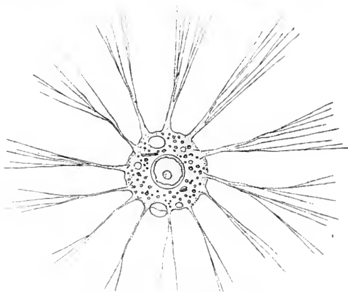


Fig. I. Actinocoma ramosa.
Individu à pseudopodes largement déployés.

Le corps, sphérique, et dont les pseudopodes se détachent en rayonnant vers tous les points de l'espace, possède un noyau central, et à première vue rappellerait une petite Actinophrys. Il est composé d'un plasma très finement granulé, incolore ou rendu faiblement jaunâtre par la présence de myriades de petites poussières qui sembleraient représenter des produits d'excrétion.

En outre on y rencontre beaucoup de grains brillants, comme dans l'Actinophrys sol, puis souvent, mais pas toujours, un nombre plus ou moins considérable de petites vacuoles rondes, qui occupent une position superficielle. Bien que la région centrale, autour du noyau, paraisse plus claire que les couches externes, il n'est pas possible de différencier sur le vivant le plasma en ectosarc et endosarc; mais au passage de la glycérine, p. e., on voit, absolument comme dans l'Actinophrys, la couche externe se désagréger

en miettes qui sont emportées par le courant, tandis qu'il apparaît un endosarc bien délimité, amassé en boule autour du noyau.

Malgré la présence assez fréquente des petites vacuoles dont il vient d'être parlé, le plasma ne peut pas être considéré comme vacuolisé; mais il existe toujours au moins une, et plus souvent deux ou trois grosses vésicules contractiles, qui font fortement saillie au dehors, et se comportent comme celles de l'Actinophrys.

Mais il reste à parler des deux éléments les plus caractéristiques de l'Actinocoma: le noyau et les pseudopodes.

Le noyau se fait de suite remarquer par sa taille exceptionnellement forte, qui généralement dépasse le tiers du diamètre du corps; sur un individu de 23 μ, il arrivait p. e. à 10 μ. Logé toujours au centre même du plasma, il est très-nettement visible, et au premier abord on pourrait le prendre pour une petite algue ronde capturée par l'animal. Il ressemble, presque à s'y méprendre, à celui de l'Actinophrys sol; sa membrane, parfaitement lisse et arrondie à sa surface externe, mais moins sur sa face intérieure, est extrêmement forte, et en même temps très-réfringente; vue en coupe optique, c'est un anneau bleuâtre, large, ferme et rigide en apparence. Il y a là une capsule véritable, dont l'intérieur est rempli par un suc nucléaire, dans lequel nage, dans une position qui semble être, chose curieuse, toujours excentrique, un nucléole arrondi, grisâtre et compact. Le noyau dans son ensemble est très sensible aux réactifs colorants, mais la membrane ne participe pas tout d'abord à cette coloration, et garde encore sa teinte bleuâtre plusieurs heures après l'action du carmin.

Quant aux pseudopodes, ils rappellent à première vue ceux de l'Actinophrys, mais ils sont dépourvus de fil axial. Extrêmement variables dans leur abondance, il m'est arrivé de n'en trouver qu'un seul; fréquemment il en existe une demi-douzaine, et plus souvent encore un nombre considérable, qui, lorsqu'ils ne sont pas rameux, peuvent arriver à revêtir le corps d'une armature serrée. Mais ces pseudopodes sont susceptibles de divisions et de ramifications successives: on verra p. e. une grosse branche radiaire se fendre, soit dès sa base, soit à différentes hauteurs sur son trajet, en deux ou plusieurs branches qui conservent la direction générale en s'écartant peu l'une de l'autre, puis ces branches pourront se diviser à leur tour, et finalement chaque rayon figurera une sorte de balai.

C'est là l'apparence la plus caractéristique que peut revêtir l'animal, mais aussi celle sous laquelle on le recontre le plus rarement. Il faut ajouter que sur un même individu, ce ne sont

pas nécessairement tous les psendopodes qni revêtent cette forme spéciale; et il m'a semblé que ces ramifications en balai ne concernaient guère que les bras posés sur le sol, tandis qne cenx qni pointent en plein liqnide restaient pen ou point ramifiés.

Le long de ces psendopodes on voit courir des grains, même parfois assez vite; mais le psendopode lui-même ne se ment qne lentement. Par exeption, la marche peut devenir plus rapide; toute la masse du plasma, pâteuse, presque visquense en apparence, s'allonge, devenant quelque pen amiboïde, mais cependant sans prendre jamais la forme de limace. L'ectosarc se ramasse surtout à la partie postérieure, entraînant avec lui des vacuoles ou vésicules contractiles qni tendent à gagner cette région, et y font parfois si bien saillie an dehors qu'on les dirait prêtes à se détacher. Pendant cet état d'activité exceptionnelle, les psendopodes restent rayonnants, droits ou bifurqués, mais sans jamais, probablement, revêtir la forme de balai touffu.

Quelle est maintenant la place que doit occuper ce protiste dans la classification? Le noyan si caractéristique et si rapproché de celni de l'Actinophrys sol, semble montrer avec cette dernière une parenté véritable; mais par ses pseudopodes, il s'écarte de tous les héliozoaires vrais, dont les bras ne sont jamais rameux. On ponrrait donc considérer cet animal comme un être quelque peu aberrant, qui présenterait des affinités soit avec les héliozoaires, soit avec les rhizopodes proprement dits, et, comme il n'existe à ma connaissance, aucun genre dans lequel on pnisse faire rentrer cette espèce intéressante, je proposerai pour elle le nom d'Actinocoma ramosa.

Artodiscus saltans Penard.[1])

La première description de cette espèce remonte à l'année 1890; les animaux étudiés provenaient d'une prairie inondée aux environs de Wiesbaden. Depuis cette époque, cet organisme ne semble pas avoir été revu, et moi-même je l'ai cherché longtemps en vain; mais cette année, pendant tout le mois de Septembre il s'est montré dans nne aboudance relative, à la Pointe à la Bise, sur les bords du lac de Genève, et après en avoir fait l'étude à nouveau, je crois qu'il vaut la peine de revenir quelque peu sur le sujet.

L'Artodiscus est un petit organisme, qui mesure, dans l'adulte, le plns souvent de 18 à 20 μ; les grands exemplaires arrivent à 23 μ.

[1]) E. Penard: Die Heliozoen der Umgegend von Wiesbaden. Jahrb. des Nass. Vereins für Natur. Jahrbg. 43. 1890.

Le corps, sphérique en principe, mais tendant toujours, surtout pendant la marche, à revêtir des contours polygonaux, par le fait que sa surface se relève quelque peu autour de la base des pseudopodes, est entouré d'une véritable enveloppe, dont la face interne est cependant peu distincte du plasma sur lequel elle repose. Cette enveloppe semble n'être qu'un protoplasme spécialement différencié

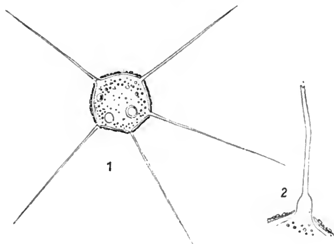


Fig. II. Artodiscus saltans.
1. Forme habituelle. — 2. Détails d'un pseudopode.

en membrane souple, hyaline, et qui se moule sur toutes les déformations du corps; dans son épaisseur on voit disséminées des granulations et des paillettes, petites, souvent allongées à la suite les unes des autres, et qui se rencontrent également collées à la surface. Ces paillettes ne représentent d'ailleurs probablement que des élements de provenance étrangère, pris au dehors et incorporés à la membrane pour la renforcer, et non pas, comme je l'avais cru en 1890, des écailles analogues à celles des héliozoaires proprement dits, et formées par l'animal.

A l'intérieur de cette membrane on remarque d'abord une ligne claire, ou espace étroit qui sépare l'enveloppe du plasma; puis vient le corps proprement dit, d'une teinte le plus souvent rougeâtre ou jaunâtre, due aux granulations qui le remplissent constamment; cette teinte est d'ailleurs très variable d'un individu à un autre, rarement absente, plus souvent très claire, ou verdâtre, ou mélangée de jaune

et de rouge, et en rapport sans doute avec la phase plus ou moins avancée à laquelle se trouve la digestion.

Ce protoplasme granulé peut être considéré comme un ectosarc, lequel passe assez brusquement à un plasma interne incolore et clair; c'est là alors l'endosarc, qui remplit un espace sphérique, de volume relativement faible, et de position légèrement excentrique; le noyau, rond et compact, se trouve à son tour dans cet endosarc, et excentrique lui-même par rapport à ce dernier, tout près, comme chez tous les héliozoaires chalarothoracés, de la région où la bande d'ectosarc est la plus étroite possible.

Il existe également en principe une vésicule contractile, mais on ne la voit que rarement; non qu'elle soit particulièrement difficile à distinguer, mais, tandis que sur cinq individus quatre paraîtront dépourvus de cet organe, le cinquième le montrera parfaitement caractéristique. On pourrait supposer qu'après la systole, la vésicule attend très longtemps avant de se reformer.

Ce qu'il y a de plus caractéristique dans l'Artodiscus, ce sont les pseudopodes: longs, effilés, droits, diminuant d'épaisseur de la base au sommet, jamais bifurqués, ils rayonnent dans toutes les directions de l'espace, se faisant jour à travers une perforation de la membrane. A leur base on remarque généralement une petite accumulation conique de plasma pur et bleuâtre (fig. 2). Ces pseudopodes ne sont jamais nombreux; en général on n'en voit que 5 à la fois, qui semblent être situés sur un même plan méridien; mais en réalité il en existe un nombre plus considérable, jusqu'à une douzaine, dont une partie restent invisibles. Bien que présentant une homogénéité supérieure à ceux des autres rhizopodes en général, ils sont très-souples et très-agiles, se déplaçant tout d'une pièce au sein du liquide, se coudant à angle arrondi, et produisant même parfois deux ou trois battements rapides qui rappellent ceux d'un flagellum. Toujours en mouvement, ils entraînent l'animal dans une course rapide, et ce dernier semble jouer, danser et sauter sur les pointes de ses bras. Pendant ce temps, son corps se déforme, prend des contours plus ou moins anguleux, s'allonge ou s'aplatit légèrement, et se conduit comme un morceau de pâte molle, mais sans arriver jamais à des déformations assez considérables pour perdre son aspect général d'un corps central plus ou moins compact, entouré de pseudopodes rayonnants.

Les observations que j'ai faites cette année confirment donc parfaitement, d'une manière générale, ma première étude de 1890; cependant à cette époque j'avais cru à l'existence d'une enveloppe

très-analogue à celle des Héliozoaires typiqnes, et faite d'une sorte de mucilage dans lequel étaient noyées des écailles de production endogéne. Il n'en est rien ponrtant, et nous avons plutôt là un organisme de type aberrant, allié en même temps (par son endosarc et son noyan excentriqnes) aux héliozoaires, et à ces quelques rares rhizopodes d'eau douce, Amphitrema, Orbulinella et Microcometes, dont l'enveloppe est percée de plusieurs ouvertures pour la sortie des pseudopodes.

Amphitrema lemanense spec. nov.

Dans le courant de 1896, Lauterborn[1]) a publié une diagnose préliminaire d'un organisme appartenant au genre Amphitrema. Il n'est pas inutile, en considération des développements qui vont suivre, de reprodnire ici cette diagnose au complet:

Amphitrema rhenannm nov. spec. Enveloppe mince, ovale-allongée, souvent un peu irrégulière, étirée en col vers ses deux orifices; rugueuse á sa surface grâce à la présence de petits grains de sable incrustants, accumnlés généralement en plns grand nombre au voisinage des orifices. Le plasma sort de ces orifices en forme de bouchon, pour déployer de là le plus souvent un seul pseudopode long et pointu, qui peut être fortement recourbé en arc ou bien aussi coudé. — Noyau central. Dans le plasma on remarque des petits grains rouges.

Longueur de l'enveloppe 0,040—0,045 mm, largeur maximum dans son milieu 0,010—0,015 mm.

Localité: Limon, riche en diatomées, du Rhin et de ses vieilles eaux (und seiner Altwasser); sporadique (vereinzelt).

L'été dernier, j'ai trouvé également, et en assez grande abondance, à la Pointe à la Bise sur les rivages du lac de Genève, un rhizopode qui me paraît avoir la plus grande analogie avec l'Amphitrema rhenanum de Lauterborn. Malheurement, la description détaillée que l'auteur nous a promise et qui doit paraître dans la Zeitschrift für wiss. Zoologie, n'a pas encore été publiée, et l'on sait combien il faut être sur ses gardes avant d'identifier une espèce à une autre qui n'a pas encore été figurée. En tout cas les deux organismes, celui du Rhin et celui du Léman, ne peuvent pas être absolnment identiques; l'espèce du Léman est beaucoup plus petite, et relativement beaucoup moins allongée, car tandis que

[1]) R. Lauterborn: Diagnosen neuer Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. Zool. Anzeiger Nr. 493. 1896.

LAUTERBORN indique une lougueur de 3 à 4 fois égale à la largeur, cette longueur n'arrive jamais à Genève à excéder le double de la plus grande largeur; de plus, l'Amphitrema de Genève est toujours comprimé latéralement, et présente alors une coupe transversale elliptique; Lauterborn ue parle pas de compression, qui, si elle avait existé, ne lui aurait sans doute pas échappé.

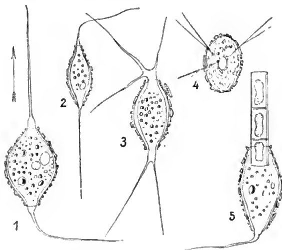


Fig. III. Amphitrema lemanense.
1. Animal en marche. La flèche indiqne la direction snivie. — 2. Antre individu, vu par son côté étroit. — 3. Animal an repos. — 4. Un autre, vu par nn des pôles. — 5. Individn captnrant une grosse proie.

Pour ces différentes raisons, je crois devoir considérer l'organisme de la Pointe à la Bise comme une espéce qui u'a pas encore été signalée, et qui alors sera l'Amphitrema lemauense.

C'est un rhizopode revêtu d'une enveloppe ovoïde ou plutôt fusiforme, fortement renflée sur ses côtés et étirée sur chacun de ses pôles comme pour un commencement de tube, d'ailleurs à peine iudiqué. Cette capsule, comprimée latéralement, de manière à présenter daus son milieu uue coupe trausversale elliptique et dont les deux axes seraient, en moyenne, dans la proportiou de 2 à 3, est trés variable elle même de longueur, descendaut à 16 μ sur des individus jeunes, et dépassant rarement 30 μ chez l'adulte; uu exemplaire de 35 μ était d'une taille exceptiounellement forte. Quant à la plus grande largeur possible, elle est également variable.

mais reste toujours, si j'ai bien observé, supérieure à la moitié de la longueur de la capsule. Dans les très-jeunes individus l'enveloppe est moins nette de forme, peu comprimée, et même parfois presque globuleuse, mais toujours en tout cas étirée à ses pôles.

Cette enveloppe est formée d'une membrane claire, transparente, légèrement jannâtre, revêtue sur toute sa surface de petites granulations amorphes et de paillettes plates, qui y sont incrustées et donnent de la solidité à toute la masse. Mais quoique assez résistante en apparence la membrane n'est pas en réalité rigide; elle est sujetté à certaines déformations, d'ailleurs très-rares et faibles vers son milieu (bien qu'un jour j'aie vu un individu, collé par cette région du corps à un filament végétal, s'écarter peu à peu de ce filament, en tirant si bien sur ses pseudopodes que tout son corps prit une figure triangulaire), mais beaucoup plus considérable dans sa région antérieure. C'est ainsi que la bouche peut se dilater énormement, soit pour laisser passer une vacuole renfermant des débris de nourriture, soit pour avaler une proie (fig. 5).

Le corps interne, franchement séparé de la membrane par une ligne claire, renferme toujours une grande quantité de grains et de poussières, d'un rouge de feu, ou rouge écarlate, ou bien jannâtres et souvent aussi simplement vert d'herbe, ces différentes nuances dépendant sans doute des phases de la digestion; c'est en général le rouge qui domine.

Au centre à peu près du corps se voit une région plus claire, qui renferme le noyau, sphérique, relativement volumineux, et à grand nucléole central. Prés du noyau se montre parfois une vésicule contractile, mais souvent aussi elle manque, ou bien elle se trouve plus en avant ou en arrière.

Il nous reste à parler des pseudopodes, qui sont ce qu'il y a de plus intéressant dans cet organisme. On peut alors les considérer sous deux états différents, l'état de repos ou de locomotion très-lente, et l'état de marche rapide. Au repos, les pseudopodes prennent naissance sur une petite masse de plasma clair, étalée à chacun des orifices, et qui se divise alors immédiatement en deux, trois, quatre filaments ou plus encore, très fins, délicats, généralement droits, parfois bifurqués, et identiques en somme à ceux du genre Amphitrema (A. flavum, stenostoma, Wrightii) (fig. 3, 4). Mais pendant la marche nous avons sous les yeux une image radicalement différente: il n'existe plus alors que deux pseudopodes, un à chaque pôle, nets, homogènes, relativement larges à leur base pour s'atténuer peu à peu en pointe à leur sommet, et prenant chacun naissance

sur un petit renflement ou coussinet allongé, régulier, parfois même presque cylindrique, de plasma clair et pur.

Ces deux pseudopodes sont parfaitement identiques de forme, mais tout-à-fait distincts dans leur physiologie: le premier, locomoteur, pointe tout droit en avant, et reste pour ainsi dire indifférent, sans se déplacer ni à gauche ni à droite, tout en entraînant cependant l'animal avec une rapidité si remarquable pour un rhizopode qu'on croirait avoir sous les yeux un flagellate (à marche lente il est vrai); et cependant ni le pseudopode, ni son extrémité effilée ne semblent éprouver le moindre changement; mais en y regardant de plus près, on reconnaît qu'il doit y avoir là quelque chose de semblable à ce qui se passe dans certains rhizopodes „Filosa", surtout p. e. Cyphoderia laevis, Nadinella pulchella, Paulinella chromatophora, où le pseudopode coule pour ainsi dire comme un filet liquide, la matière protoplasmique venant d'arrière en avant continuellement s'ajouter à son sommet.

Quant au second pseudopode, postérieur, il remplit alors les fonctions de gouvernail, et pour cela, à peine l'animal est-il en marche, il se recourbe brusquement un peu en arrière de son point d'origine, prend une direction qui serait plus ou moins à angle droit sur celle du pseudopode antérieur (fig. 1, 2), puis reste à peu près immobile, dirigeant cependant la course par des déplacements presque imperceptibles de son extrémité, ou donnant trois ou quatre forts battements lorsqu'il s'agit de changer rapidement de direction. Sur des centaines d'individus examinés, j'ai toujours, sans exception, vu le pseudopode postérieur se conduire de cette manière particulière, et se mettre, dès le départ, plus ou moins en croix avec la direction suivie. Il peut cependant arriver que, lors du départ de l'animal, les filaments restent en arrière un instant encore à l'état multiple avant de se ramasser en un seul.

Du reste, les deux pseudopodes de ce second type n'offrent aucune différence de structure, et peuvent se remplacer: lorsque l'animal se décide à changer radicalement de direction, il reste quelques instants immobile, puis le pseudopode postérieur se redresse et devient antérieur, tandis que l'autre se recourbe et devient postérieur, et l'animal part en „renversant le mouvement".

Il faut ajouter que les individus en état d'activité, c. a. d. avec un pseudopode seulement à chaque pôle, se rencontrent beaucoup plus fréquemment que les autres; ces derniers sont rares, et le plus souvent, sous l'objectif du microscope, retirent bientôt leurs filaments et les remplacent par ce que l'on pourrait appeler leur livrée de

course, puis s'éloignent droit devant eux; plus rarement on voit au contraire un individu en course s'arrêter, et s'il reste très longtemps immobile, on a chance alors de voir ses deux pseudopodes s'amincir et pousser à leur base des filaments nouveaux. C'est surtout lorsque l'animal s'arrête pour capturer une proie qu'on peut assister à cette métamorphose; lorsque la proie est de forte taille, comme dans la fig. 5 où l'animal avala un filament d'algue presque aussi gros que lui-même, les filaments pseudopodiques se rétractent complétement, et rentrent dans la masse générale sans qu'il s'en reforme d'autres.

Cette espèce présente donc, on vient de le voir, dans les caractères anatomiques de ses pseudopodes ainsi que dans leur physiologie, des traits qui semblent lui être tout particuliers. Elle ne rappelle en rien, il est vrai, les Héliozoaires, mais par contre elle se rapproche de l'Artodiscus saltans, qui s'il ne possédait que deux ouvertures polaires montrerait, avec ses pseudopodes trés mobiles et entourés d'un coussinet basal, une grande ressemblance avec l'Amphitrema lemanense; de plus les deux pseudopodes, sans être encore des flagellums, semblent tendre pour ainsi dire à le devenir; aussi, bien que cet organisme n'ait certainement rien à faire ni avec les héliozoaires ni avec les flagellates, ai-je cru pouvoir en dire quelques mots dans une notice consacrée à des protistes alliés à ces deux classes.

Je me permettrai encore d'ajouter que, selon moi, l'Amphitrema lemanense n'est pas un Amphitrema vrai; il présente sans doute avec ce dernier genre des analogies frappantes, mais seulement lorsqu'il est à l'état de repos. La configuration toute spéciale de ses pseudopodes locomoteurs devrait peut-être nous obliger à lui chercher une place à part. Je serais heureux si les travaux de Lauterborn, cet observateur si habile, venaient à éclairer le sujet.

Clathrella Foreli gen. nov. spec. nov.

Dans le courant de 1891, je terminais ma notice sur les héliozoaires des environs de Genéve[1]) par les lignes suivantes:

„Il se pourrait pourtant bien que l'on décrive un jour ou l'autre des Héliozoaires rapprochés de Clathrulina, mais dépourvus de tige. Il en existe même probablement un dans les profondeurs du lac de Genéve, une belle espéce entourée d'une dentelle siliceuse admirable ...... Mais je n'en ai rencontré qu'un seul individu, qui

[1]) E. Penard: Sur quelques héliozoaires des environs de Genève. Revue Suisse de Zool. T. 9. 1901.

m'a échappé trop vite, et dont je n'ai pas pu faire une étude suffisante."

Or l'été dernier cet organisme s'est montré en plus grande abondance, soit dans le lac à 30—35 mèt. de profondeur, soit surtout sur le rivage à la Pointe à la Bise, et il m'a été possible de l'étudier plus à fond.

La Clathrella est un petit être sphérique, de 40 à 55 μ de diamètre chez l'adulte, recouvert d'une enveloppe hyaline tirant sur le vert d'eau, et qui revêt tout l'animal comme d'une dentelle, festonnée, à intervalles égaux, de denticulations reliées les unes aux

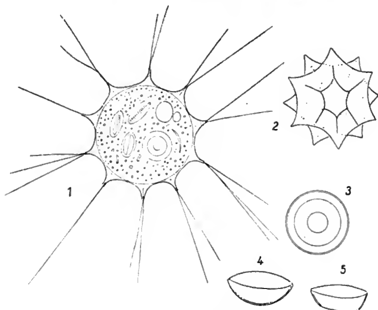


Fig. IV. Clathrella Foreli.
1. Aspect habituel, avec pseudopodes déployés. — 2. Enveloppe vide, à demi schématique. — 3. Noyau. — 4. Une des cupules qui forment l'enveloppe, isolée. — 5. Forme que prennent les cupules par compression réciproque.

autres par des lignes profondément arquées. Vue en surface, cette enveloppe se montre tout entière divisée en alvéoles, le plus souvent pentagonaux ou hexagonaux, plus ou moins réguliers, de nombre variable suivant la taille de l'individu; dans les grands exemplaires on en trouverait de 40 à 50 environ. Cette enveloppe paraît au premier abord n'être qu'un treillage à jour, mais une observation

plus minutieuse montre bien vite qu'il n'existe pas de perforations dans la trame du soi-disant treillis, et que la membrane est continue, au moins en apparence, et représente un polygone à nombreuses facettes, creusées chacune d'une forte concavité. On n'y remarque aucune ouverture pour la sortie des pseudopodes.

Mais en réalité cette enveloppe est différente encore; et bien que sa construction soit difficile à étudier, je suis arrivé, par des observations et des expériences faites sur de nombreux individus, à une explication sur laquelle il me semble qu'il ne peut plus y avoir aucun doute: l'enveloppe est composée de diverses pièces, en nombre égal à celui des alvéoles, mais pressées les unes contre les autres assez solidement pour former un tout continu. Une comparaison quelque peu triviale fera comprendre l'agencement de ces

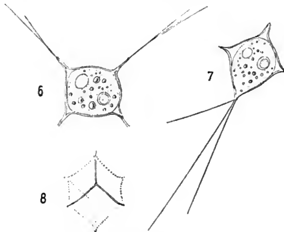


Fig. V. Clathrella Foreli.
6. Embryon cubique. — 7. Un autre, étiré par les pseudopodes. — 8. Enveloppe (à demi schématique) d'un embryon cubique.

pièces: supposons que nous ayons une boule d'argile molle, et que nous revêtions la surface entière de cette boule de verres de montre fortement convexes et faits d'un cristal que pour la commodité du cas nous supposerons plastique; ces verres se toucheraient alors les uns les autres, avec leur concavité tournée vers l'extérieur. Figurons-nous encore que le globe d'argile se dessèche, se contracte fortement sur lui-même, en attirant à lui les verres de montre qui le recouvrent. Qu'arrivera-t-il? les verres de montre, occupant main-

tenant une surface plus restreinte, et soumis à une forte pressiou réciproque sur leurs bords, figureront par leur réunion une enveloppe hyaline, divisée en un certain nombre d'alvéoles, lesquels si la contraction a été parfaitement régulière seront réguliers aussi, mais dans le cas contraire, tendront à des irrégularités plus ou moins marquées.

Or il en est aiusi dans la Clathrellla Foreli: l'enveloppe est formée d'nu certain nombre de cupules adhérentes les unes aux autres, et qui semblent être sous l'iufluence d'une pression réciproque, d'où proviennent les dessins polygonaux de la surface. On trouve parfois, dans le plasma de l'animal, quelques-unes de ces cupules, qui constituent des „plaques de réserve" destinées à la confection d'une nouvelle enveloppe; la forme de ces pièces est alors celle d'une section de sphère parfaite, comme le montre la fig. 4, tandis que la fig. 5 indique, vue de côté, la forme qu'elles ont acqnise par compression mutuelle; les bords en sont, dans ce dernier cas, relevés d'une manière plus ou moins brusque, et deux cupules adjacentes montreront sur leur point de jonction cette apparence de dent acérée sous laquelle on les voit généralement sur l'animal.

De fait ces cupules ne se présentent jamais à la vue autrement qu'en coupe, à la périphérie de l'animal, et on ne les distingue que par leur tranche, où l'œil plonge dans leur plus grande épaisseur; aussi est-il presque toujours impossible d'apercevoir leur bord supérieur, qui devrait comme une ligne droite relier l'un des côtés à l'autre. Cependant il m'est arrivé à différentes reprises, soit sur des cupules isolées ou désagrégées, soit grâce à une sorte de déchirure en lanières qui se produit quelquefois sur la circonférence de la cupule, de constater d'une manière certaine l'existence de ce bord supérieur circulaire.

Ajoutons que ces cupules sont siliceuses, ou tout au moins fortement imprégnées de silice, comme j'ai pu m'en assurer par l'action de l'acide sulfurique bouillant ou de la flamme du chalumeau.

L'animal lui-même est globuleux, à contours francs, et composé d'un plasma clair et très pur, bleuâtre, lequel est toujours et normalement rempli de très petits grains brillants, hyalins et à reflets bleus; en outre, on rencontre presque toujours dans sou intérieur des proies d'assez forte taille, surtout des diatomées, renfermées dans de grandes vacuoles. Il n'existe pas de différenciation sensible en ectosarc et endosarc, mais c'est dans les couches externes que se trouve la vésicule contractile, toujours très belle et très nette, et

qui peut atteindre à un volume considérable. Souvent au lieu d'une il y en a plusieurs.

Le noyau, sphérique, et toujours, chose curieuse, excentrique, est très net et facile à distinguer, et d'un volume remarquable; son diamétre total, le plus souvent de 13 à 17 μ suivant les individus, arrive au tiers environ de celui de l'animal, et souvent le dépasse. On y voit une membrane nette et forte, hyaline, un suc nucléaire très clair, puis un nucléole central, trés volumineux, très franc sur ses bords, finement granulé, d'une teinte bleuâtre et pure. Ce nucléole est rarement compact; bien plus souvent on le trouve creusé d'une vacuole ou lumière centrale, ronde, qui peut arriver à occuper un espace assez considérable pour que le nucléole lui-même se présente comme annulaire; d'autres fois au lieu d'une vacuole, il en existe plusieurs, alors petites. Disons en passant que ces vacuoles, que l'on trouve également tout aussi bien dans quelques rhizopodes testacés, n'ont rien à faire avec des vésicules contractiles; ce sont des lumiéres ou lacunes creusées dans l'épaisseur du nucléole, et souvent en rapport, comme je l'ai montré ailleurs,[1]) avec une future fragmentation de ce dernier.

Passons maintenant aux pseudopodes: nous avons vu qu'il ne se montre pas dans l'enveloppe d'ouvertures ou perforations spéciales; aussi était-il difficile, en principe, d'arriver à une opinion précise sur la locomotion de l'animal. L'idée la plus naturelle était celle de pseudopodes se faisant jour aux points de jonction des différentes pièces, et cette opinion paraissait d'autant plus vraisemblable que sur un animal comprimé on peut voir le plasma s'accumuler autour des pointes, sous forme de gouttelettes et de petits nuages blanchâtres; puis, après une compression plus forte, quelques-unes de ces pièces s'écartent parfois les unes des autres, en laissant passer le plasma. Tout cela tendait à montrer que si les cupules forment un assemblage très serré, elles ne sont cependant pas cimentées à demeure les unes aux autres, et peuvent dans certaines circonstances s'écarter à la volonté de l'animal. Cependant pendant bien longtemps il m'a été impossible d'arriver à des conclusions quelconques; tous les individus examinés restaient immobiles, ou souvent encore, on les voyait éprouver de temps en temps une petite secousse et se déplacer quelque peu, comme si un fil invisible qui les tenait au sol s'était détaché, et qu'ils fussent alors attirés par un autre

[1]) E. Penard: Faune rhizopodique du Bassin de Léman. Genève. Kündig édit. 1902.

fil. Après avoir observé tout au long un grand nombre d'animaux, j'en étais arrivé à penser qu'il se produisait aux points de jonction des alvéoles de légères exsudations d'une matière collante, lorsqu'un jour je rencontrai un exemplaire qui sous mes yeux se mit à déployer toute une auréole de pseudopodes; le lendemain c'en fut un autre, puis un troisième et plusieurs encore, de sorte qu'il devint possible d'examiner le processus à souhait.

Les pseudopodes se font jour entre les différentes pièces de l'enveloppe, c. a. d. (cette dernière étant vue en coupe optique) au sommet des dentelures de la surface. Ils sont droits, très fins, longs et délicats; ce sont en somme des pseudopodes pareils à ceux des Euglypha, et qui ne rappellent en rien ceux des Héliozaires. Parfois on les voit se bifurquer; le plus souvent, par contre, ils sortent de l'enveloppe non pas seuls, mais par groupes de deux, et parfois de trois, et s'écartent dès leur base les uns des autres. Ils se collent au sol par leurs extrémités, et les pseudopodes antérieurs tirent de leur côté, pendant que les filaments postérieurs se décrochent; l'animal avance alors souvent par petites secousses, et d'un mouvement lent.

C'est aussi grâce à un écartement des cupules que s'opère la capture des proies; j'ai vu ainsi, un jour, un animal capturer trois diatomées l'une après l'autre: la diatomée se prend dans un pseudopode, qui devient bientôt très large grâce à un apport de plasma venant du corps; puis ce pseudopode se rétracte lentement, attirant la diatomée; lorsque cette dernière arrive tout près de l'enveloppe, les différentes pièces s'écartent, la diatomée passe peu à peu dans l'intérieur du plasma, et l'enveloppe se referme et se reconstitue; pendant longtemps encore les alvéoles gardent des contours très irréguliers dans la région où s'est opérée la capture.

Il me reste à parler des phénomènes de reproduction, que je n'ai pas, il est vrai, pu suivre dans tous leurs détails, mais sur lesquels je suis pourtant en mesure de donner quelques renseignements intéressants.

Il est possible que la Clathrella puisse se diviser en deux, livrant à l'individu nouveau une partie des pièces de son squelette, comme cela se passe chez certains Héliozoaires; mais je n'ai jamais pu assister à cette division, que je ne mentionne comme probable que parce qu'un jour j'ai trouvé un individu muni de deux beaux noyaux, l'un à côté de l'autre. Parfois aussi on rencontre des exemplaires dont le plasma renferme des plaques de réserve, qui doivent être destinées à recouvrir un autre animal; mais un fait

curieux à noter c'est que, dans tous les individus, d'ailleurs fort rares, où j'ai vu ces plaques, on n'en trouvait jamais qu'un très petit nombre, de 3 à 5 en général.

Enfin il reste à mentionner l'existence d'embryons très petits, dont j'ai observé une assez grande quantité, et qui se rattachent indubitablement à cette espéce:

Ces jeunes organismes constituent une petite masse de plasma tendre, bleuâtre, dans laquelle on remarque une vésicule contractile, qui fonctionne avec activité et peut devenir fort grande, un noyau excentrique, relativement volumineux, puis souvent des produits d'excrétion en grains verdâtres ou jaunâtres. Ces embryons sont entourés d'une enveloppe toute particuliére: c'est encore un assemblage de cupules, presque aussi grandes que celles de l'adulte, mais faites d'une matière plus tendre, élastique, et où sans doute la silice existe encore en petite quantité; elles sont douées d'une certaine souplesse, paraissent souvent déformées, et peuvent jusqu'à un certain point se mouler sur le corps interne (fig. 6). La plupart des individus, de 10 à 11 μ de diamètre (sans y comprendre les pointes caractéristiques) possédent six cupules, qui les entourent ainsi d'une cage dont la forme est celle d'un cube, et suivant le point de vue cette cage se présente comme carrée (fig. 6), ou bien aussi comme prismatique, avec trois faces se rejoignant à angle droit pour former une pyramide triangulaire (fig. 8).

Des angles de ce cube, ou de quelques-uns de ces angles seulement, parfois d'un seul, partent alors des pseudopodes filamenteux, parfaitement semblables à ceux de l'adulte, et qui entraînent l'animal avec une rapidité relativement assez grande.

C'est, comme nous le disions, le chiffre de 6 que l'on trouve le plus fréquent comme nombre des divisions de l'enveloppe; comme il suffit de 4 faces pour former un solide, on pourrait s'attendre à trouver également des embryons tétrahédriques, et de fait je crois en avoir observé; peut-être même la fig. 7 en représenterait-elle un; mais ces individus seraient en tout cas assez rares. Par contre on trouve de temps à autre un nombre de faces plus considérable quoique toujours difficile à déterminer, et je citerai par exemple un octahédre de 13 μ de diam., un autre de 15 μ, un dodécahédre de 25 μ; puis des exemplaires plus grands, dont les faces, disons maintenant les alvéoles, deviennent toujours plus nombreuses, pour arriver enfin au type définitif, adulte, à dentelures bien régulières, et pourvu d'un nombre d'alvéoles qu'on peut estimer en moyenne à 40, et qui peut arriver jusqu'à 50 environ dans les grands individus.

Telle est l'histoire, autant que j'ai pu la reconstituer, de la Clathrella Foreli. Quant à la position systématique de cet organisme, elle me paraît encore discutable. L'enveloppe rappelle d'assez près le squelette des héliozoaires, et l'on en pourrait dire autant du noyau excentrique. Mais la présence des pseudopodes filamenteux, parfois bifurqués, dépourvus de fil axial, et identiques à ceux de la famille des Euglyphina, le ferait plutôt considérer comme un Thécamoebien à coquille munie de nombreuses perforations, et nous engagerait à le placer dans le voisinage du genre Microcometes de Cienkowsky ou Orbulinella de Entz.

Ces genres pourtant possèdent une capsule continue, percée de perforations arrondies, et se distinguent par là nettement de notre protiste du Léman. Ce dernier doit alors bien certainement représenter un genre à part, qui serait caractérisé par un sqelette formé de pièces distinctes, mais fortement soudées les unes aux autres par leurs bords, et aux points de jonction desquelles se font jour de longs pseudopodes filiformes.

Je proposerai alors de rattacher à cette espèce, aussi élégante que pleine d'intérêt, et particulière jusqu'ici au Léman, le nom de Mr F. A. Forel, l'infatigable investigateur de notre lac, et de l'appeler Clathrella Foreli.

Multicilia palustris spec. nov.

En 1881 Cienkowsky [1]) décrivit sous le nom de Multicilia marina un organisme dont il avait trouvé un exemplaire aux îles Solowetzky dans la mer Blanche, puis ensuite quelques autres dans la Méditerranée, à Odessa et en Crimée. Cet organisme, sphérique, mais quelque peu déformable, était remarquable par la présence de nombreux flagellums rayonnant dans toutes les directions de l'espace. Plus tard en 1884 Gruber [2]) retrouvait dans le port de Gênes un protiste, qu'il décrivit, d'abord cette année-là, sous le nom de Polymastix sol, puis plus tard, en 1888, en l'assimilant alors, bien qu'avec un point de doute, à l'espèce de Cienkowsky. Enfin Lauterborn, en 1895 [3]), a trouvé dans les gazons à diatomées du Rhin, à Neuhofen, une espèce d'eau douce, alliée à la précédente,

[1]) Cienkowsky: Bericht über Excursionen ins weisse Meer. Arbeiten der St Petersb. Naturf.-Gesellsch. Bd XII. 1881.

[2]) A. Gruber: Die Protozoen des Hafens Genua. Nova Acta Leq. Carol. Acad. cur. 1884. XLVI no 4.

[3]) R. Lauterborn: Protozoenstudien. III. Multicilia lacustris. Zeitschr. f. wiss. Zool. LX. 2. 1895.

mais plurinucléée, et que dans une étude détaillée il décrit avec tous les développements nécessaires, sous le nom de Multicilia lacustris.

Or au mois d'Octobre de cette année, une de mes récoltes provenant du marais de Bernex dans les environs de Genève, renfermait en assez grande abondance un organisme qui sans doute aucun doit rentrer dans le genre Multicilia, mais qu'il m'est impossible de faire cadrer avec aucune des trois espèces jusqu'ici décrites. Ce n'est pas la Multicilia marina de Cienkowsky, ou en tout cas nous ne sommes pas fondés à le croire, car cette espèce, d'ailleurs malheureusement décrite d'une manière beaucoup trop succincte, est indiquée comme dépourvue soit de noyau soit de vacuoles contractiles. Ce n'est pas non plus la Multicilia marina telle que l'entendait

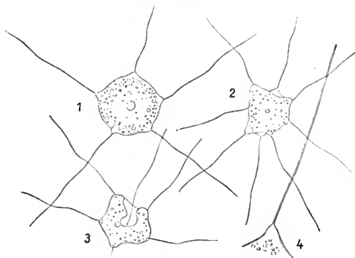


Fig. VI. Multicilia palustris.
1. Forme globuleuse. — 2. Forme mamelonnée, plus habituelle. — 3. Individu montrant l'invagination caractéristique. — 4. Un des flagellums, plus grossi.

Gruber, car cette dernière est plus grande, a le corps toujours relativement peu déformable, et semble d'après la figure que Gruber en a donnée porter des flagellums en nombre considérable. Enfin c'est encore moins la Multicilia lacustris de Lauterborn, qui a une taille bien plus forte, ne perd jamais tout à fait ses contours arrondis et possède normalement plusieurs noyaux, ainsi qu'un nombre beaucoup plus considérable de flagellums.

La Multicilia du marais de Bernex, que nous appellerons alors Multicilia palustris, est plus faible de taille que les deux précédentes; sur 16 individus pris au hasard et mesurés au micromètre, 12 variaient entre 17 et 18 μ, deux restaient quelque peu inférieurs à ce chiffre, et deux seulement arrivaient à 19 μ, extrême que je n'ai jamais vu dépassé.

Le corps nu, mais cependant borné par une ligne très franche et réfringente, indice d'un durcissement du plasma, de nuance toujours faiblement bleuâtre, est en principe sphérique, mais de fait ne revêt des contours arrondis que dans des cas très exceptionnels; on le voit presque toujours fortement bosselé, presque polygonal, et très-irrégulier dans sa forme, bien que cette forme ne soit jamais positivement allongée, et ces irrégularités proviennent de ce que le plasma est presque toujours plus ou moins relevé en bosse au voisinage des flagellums. Mais en outre il se produit fréquemment des déformations d'une nature et sous une forme tout-à-fait caractéristiques: une des faces se creuse d'une cavité plus ou moins profonde, souvent recourbée et dilatée à l'intérieur, de manière à simuler une grosse vacuole que l'on croirait renfermée dans le plasma, tandis qu'il n'y a en réalité qu'une invagination, au fond de laquelle on voit même parfois prendre naissance un flagellum (fig. 3).

Immédiatement au-dessous de la surface, on distingue un plasma bleuâtre, renfermant une quantité de grains incolores, puis un nombre très considérable de vacuoles très petites, qui sont d'ailleurs excessivement difficiles à apercevoir, mêlées aux granulations dont il vient d'être parlé. Elles correspondent sans doute à celles que Lauterborn a observées dans sa Multicilia lacustris, et qui se contractaient lentement, faisant fonction de vésicules contractiles; d'après l'auteur allemand, on ne pouvait les distinguer quelque peu nettement qu'avec les objectifs les plus forts. A part ces petites vacuoles, je n'ai jamais, pas plus que Lauterborn, rien pu remarquer qui ressemblât à une vésicule contractile.

Il est très rare de rencontrer dans le plasma des éléments figurés qui rappelleraient des proies capturées; cependant on y trouve souvent des grains plus ou moins brillants, renfermés ou non dans des vacuoles, et qui doivent représenter de la nourriture; un jour j'ai vu la couche superficielle et homogène du corps faire d'abord saillie sur un point, s'ouvrir, expulser quelques petits grains, puis se refermer aussitôt.

Puisque nous en sommes au plasma, mentionnons encore une particularité de la Multicilia qui peut avoir son intérêt: lorsqu'on

fait arriver petit à petit, et lentement, un courant de glycérine. l'animal éclate. ses contours disparaissent, et le plasma se résout en un amas de gros corps irréguliers bleuâtres et de petits granulations; ou bien encore il n'y a pas éclatement total, mais la surface se perce brusquement de petits trous par lesquels sortent une grande quantité de jets liquides, qui se figent aussitôt au dehors, et le corps prend l'apparence d'un héliozoaire entouré d'épines. Il est probable que la couche externe du corps, durcie, a opéré, en se contractant, une pression si forte sur son contenu, que ce dernier a fait irruption en la perforant de tous les côtés. Peut-être y a-t-il là quelque chose de semblable à ces prolongements de plasma que Lauterborn a vus se faire jour au dehors par simple compression de l'individu.

Il n'existe pas, à proprement parler, d'endosarc véritable, mais pourtant on remarque une région interne du plasma beaucoup plus claire que le reste, et dans laquelle se trouve le noyau, central, homogène, entouré d'une petite auréole claire.

Quant aux flagellums, ils sont moins nombreux que dans les autres espèces du genre, à l'exception peut-être de la Multicilia marina telle qu'elle est figurée par Cienkowsky. Ils sont, comme dans la Multicilia lacustris, homogènes, clairs, nets et brillants sur leur bord, et d'épaisseur égale dans toute leur longueur. A leur base on voit toujours une petite lumière, qui fait croire à la présence d'une vacuole, tandis qu'en réalité il n'y a qu'un coussinet, ou accumulation de plasma incolore, laquelle rompt l'uniformité de la couche corticale enveloppant le corps, et la soulève sur ses côtés. La longueur de ces flagellums est en moyenne de 2 à 3 fois celle du corps; leur nombre est relativement peu considérable; en général on n'en voit que de 6 à 8 à la fois, mais il doit s'en trouver en réalité peut-être de 18 à 25, rayonnant dans toutes les directions de l'espace. Ce sont bien là de véritables flagellums, mais qui conserveraient encore une parenté lointaine avec les pseudopodes de l'Artodiscus et de l'Amphitrema lemanense précédemment décrits. Ils battent, comme Cienkowsky, Gruber et Lauterborn l'ont tous déjà constaté, lentement, sans hâte; l'animal, lorsque la marche n'est pas active, se balance, continuellement et lentement, posé sur ses flagellums. dont la plupart d'ailleurs restent parfaitement inertes tandis que d'autres donneront quelques coups à gauche et à droite; l'organisme rappelle un ours se dandinant dans sa cage, et cette sorte de mouvement de pendule peut se continuer longtemps. Ou bien aussi la marche devient plus rapide, et quelques flagellums se mettent à battre un peu plus vigoureusement, tandis que les autres traînent d'une

manière passive, et que l'animal pivote lentement sur lui-même. Mais la Multicilia ne nage jamais; ses flagellums restent toujours en contact avec le sol, sur lequel ils glissent. Même au repos, jamais les flagellums, au contraire de ce qui se passe dans les bras des Thécamoebiens, ne s'attachent réellement au sol; ils n'y sont que posés, et il suffit du plus petit courant pour entraîner au loin l'animal.

LAUTERBORN a discuté tout au long, et avec beaucoup de compétence, la position systématique du genre Multicilia, et je ne puis que renvoyer à cet auteur pour les détails concernant cette question, adoptant d'ailleurs pleinement ses conclusions, d'après lesquelles la Multicilia serait un véritable flagellate, pour lequel LAUTERBORN propose de créer un sous-ordre, celui des Holomastigina. Ce sous-ordre serait alors caractérisé par ses flagellums répartis sur tout le corps et dirigés vers tous les points de l'espace.

Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten.

Von

Eugen Robert Neresheimer.

(Hierzu Tafel VII und eine Textfigur.)

Der Stentor. und insbesondere der Stentor coeruleus, gehört wohl nächst Paramaecium und den Vorticellinen zu den am meisten untersuchten Ciliaten. Wenn es mir trotzdem gelungen ist, bei meinen Untersuchungen über diese Form zu bisher noch unbekannten Resultaten zu kommen, so verdanke ich dies hauptsächlich der heutigen Vervollkommnung unserer Färbetechnik.

Meine Untersuchungen beschränkten sich fast völlig auf die Zwischenstreifen (Bütschli). Schon den älteren Autoren war die Muskulatur des Stentor bekannt. Aus den Angaben, die Haeckel in seiner Studie „Zur Morphologie der Infusorien" (Jenaische Zeitschr. Bd: VII, 1873) hierüber macht, ist allerdings zu ersehen, daß er für seine „Myophane" die Rippenstreifen (Bütschli) gehalten hat, ebenso wie Stein; jedoch haben Engelmann und Greeff als die wahren kontraktilen Elemente die in den Zwischenstreifen verlaufenden feinen Fasern, die „Myoneme" Bütschli's, erkannt. Dieselben Fibrillen wurden noch bei mehreren anderen Ciliaten, wie Spirostomum und den Vorticellinen, nachgewiesen und ihre Funktion als Muskelelemente sicher festgestellt.

Es lag nahe, bei dieser Art hoher Differenzierung des Plasmas auch die Anwesenheit nervöser Elemente zu vermuten, und es sind in dieser Richtung auch schon wiederholt Versuche gemacht und Vermutungen ausgesprochen worden, die sich aber niemals durch

genügende Beweisgründe wahrscheinlich machen ließen. So hat z. B. Schuberg in seiner Arbeit „Zur Kenntnis des Stentor coeruleus" (Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie, Bd. IV) allerdings sehr vorsichtig angedeutet, möglicherweise seien die Basalapparate der Membranellen an der adoralen Wimperspirale des Stentor als nervöse Differenzierungen anzusprechen. Jedoch giebt er selbst an, daß sich hierfür keine Beweise vorbringen lassen. Auf die genannten Endapparate, die Schuberg nicht ganz richtig beschrieben hat, werde ich später noch zurückkommen. Es ist mir nun gelungen, in den Zwischenstreifen des Stentor coeruleus andere, meines Wissens bisher noch nicht beschriebene Organellen aufzufinden, die man wohl mit größerer Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht mit Gewißheit, als nervöse Protoplasmadifferenzierungen ansprechen kann.

Das normale Verhalten der Myoneme hat Schuberg in der oben erwähnten Arbeit genau beschrieben. Ein System kontraktiler Fibrillen zieht in den Zwischenstreifen vom aboralen Pol des Tieres bis zum Rande des Peristomfeldes, der adoralen Wimperspirale. Schuberg beschreibt richtig eine sogenannte Verästelungszone, d. h. einen von zwei Körperstreifen begrenzten keilförmigen Ausschnitt des Ektoplasmas, innerhalb dessen die gesamte Körperstreifung, nämlich Rippen- und Zwischenstreifen mitsamt den in letzteren hinziehenden Myonemen, sich verzweigt. Die Verästelung geschieht in der Weise, daß der linke Grenzstreif der Verästelungszone an seiner rechten Seite eine Anzahl von Seitenzweigen abgiebt, die also die adorale Wimperspirale, nicht aber den aboralen Pol erreichen. Gelegentliche Verästelungen außerhalb der beschriebenen Zone, die man oft genug beobachten kann, führt Schuberg auf Verletzungen des Ektoplasmas zurück, ob mit Recht, erscheint mir zweifelhaft. Stein beobachtete mehrfach einzelne Streifen, die vom aboralen Pol ausgehen, die Wimperspirale jedoch nicht erreichen. Diese Beobachtung, die Bütschli [1]) für unwahrscheinlich hält und Schuberg nicht erwähnt, kann ich aus vielfacher Anschauung bestätigen. Das Peristomfeld besitzt sein eigenes Streifensystem, das parallel der adoralen Wimperspirale in nahezu halbkreisförmigem konzentrischem Verlauf hinzieht, und gleichfalls in den Zwischenstreifen Myoneme enthält.

Die vorhin erwähnten, vermutlich nervösen Organellen konnte ich nur in dem zuerst beschriebenen Streifensystem feststellen, und zwar in der Form von Fibrillen, welche die Myoneme innerhalb der Zwischenstreifen begleiten, jedoch deutlich von ihnen zu unterscheiden

[1]) Bronn's Klassen u. Ordnungen: Bütschli, Protozoen. 1880—89.

sind. Am deutlichsten wurde diese Verdoppelung der in den Zwischenstreifen eingeschlossenen Fibrillen bei der von MALLORY angegebenen Dreifachfärbung:

Vorfärbung mit Säurefuchsin,
Beizung mit Phosphormolybdänsäure,
Nachfärbung mit einem Gemisch von Anilinblau, Orange G., Oxalsäure und dest. Wasser.

Bei dieser Methode färbt sich der Kern rot bis orange oder blau, das Entoplasma dunkelblau, die Myoneme deutlich rot. Der übrige Teil der Zwischenstreifen bleibt farblos, während die Rippenstreifen sich blau färben. Es erscheint nun innerhalb der Zwischenstreifen, noch mehr peripher gelagert als die Myoneme, ein dunkel violett gefärbtes zweites Fibrillensystem, das bei gut gelungener Färbnng schon mit schwächeren Vergrößerungen (LEITZ, Obj. 5 oder 7, Ocular 2) deutlich zu sehen ist. Für Totalpräparate wegen der gleichmäßigen Färbung aller Elemente weniger günstig, jedoch für Schnitte gut brauchbar ist die Tinktion mit Eisenhämatoxylin und eine andere, gleichfalls von MALLORY angegebene Methode: Beizung mit 10% Eisenchloridlösung nnd Färbung mit wässeriger Hämatoxylinlösung. Auch Säurefuchsin allein giebt bei dünnen Schnitten deutliche Bilder.

Bei Totalpräparaten empfiehlt es sich wegen der Undurchsichtigkeit des starkgefärbten Entoplasmas, die Objekte durch Klopfen zu zertrümmern oder dadurch zu zerreißen, daß man nach der Einbettung des Objektes in Kanadabalsam das Deckglas noch einmal aufhebt. Die hierbei losgerissenen Fetzen des Ektoplasmas zeigen dentlich den Verlauf der oben beschriebenen verschieden gefärbten Fibrillen.

Um möglichst große Stücke des losgelösten Ektoplasmas zu erhalten, empfielt es sich, die lebenden Stentoren in schwach mit Methylenblau gefärbtes Wasser zu bringen und den Zeitpunkt abzupassen, in dem das Tier das ganze Ektoplasma abwirft und abstirbt. Die abgeworfenen Ektoplasmastücke, die sich bald auflösen, fixiert man sofort und färbt sie nach der angegebenen Methode. Die Methylenblaufärbung selbst ergiebt keine Resultate, da sich immer nur die Rippenstreifen stark blau färben. Bei all diesen gewaltsamen Methoden ergeben sich natürlich leicht Verzerrungen und Verlagerungen der Elemente, so daß es schwer ist, den normalen Verlauf der Fibrillen genau zu verfolgen. Insbesondere werden die von mir neu aufgefundenen Fasern, für die ich nach Analogie des HAECKEL'schen Ausdruckes „Myophane“ die Bezeichnung „Neuro-

phane" vorschlagen möchte, leicht in die unteren Schichten des Ektoplasmas hineingezerrt. Die beste Übersicht geben Präparate, auf denen diese Verlagerung nur schwach eingetreten ist, so daß die Neurophane, anstatt normalerweise direkt über den Myophanen hinzuziehen, direkt neben ihnen herlaufen (Fig. 1 u. 2).

Nach den besten und am wenigsten deformierten Totalpräparaten scheinen die Neurophane direkt oberhalb der Myophane mit diesen parallel zu verlaufen, und zwar vom aboralen Pol bis etwa zum Äquator des Tieres vollständig deutlich. Hier endigen viele der Neurophane mit einem etwas verdickten Knöpfchen, andere scheinen dünner und schwächer zu werden und verschwinden schließlich ganz, während die Myophane unverändert bis zur adoralen Wimperspirale fortlaufen. Einen Verlauf der Neurophane aber weit über den Äquator hinaus konnte ich an Totalpräparaten nie beobachten.

Die hieran gewonnenen Anschauungen werden aufs glücklichste ergänzt durch die Betrachtung der Querschnitte. Da man beim Anfertigen von Schnitten nicht wie bei Flächenpräparaten durch die Kontraktion des Tieres und durch die starke Färbbarkeit des Entosarks gehindert wird, kann man Konservierungsmethoden anwenden, die, abgesehen von der starken Kontraktion der Objekte, den ganzen Organismus möglichst unverändert erhalten und Verzerrungen und Verlagerungen der Organellen vorbeugen. Am besten bewährte sich hier folgende, mir von Herrn v. Gronkowski gütigst mitgeteilte Mischung:

20 ccm Formol 8 %
20 „ Kal. bichrom. 2 %
1 „ Eisessig,

der unmittelbar vor dem Gebrauch ein Tropfen Osmiumsäure 1 % zugesetzt wurde.

An dünnen Schnittserien fand ich die elliptischen Querschnitte der Myophane in ziemlich gleichen Abständen nahe der Peripherie gelagert, den längsten Durchmesser der Ellipse nach dem Centrum des Tieres gerichtet. Die gleichfalls elliptischen Querschnitte der Neurophane, mit ihrem längsten Durchmesser senkrecht zu dem der Myophane gestellt, lagern etwas peripher von den letzteren (Fig. 7).

Zu fast jedem Myonem gehört ein Neurophan, das es in der Flächenansicht ungefähr decken muß. Dieses Verhältnis der beiden Fibrillen bleibt unverändert etwa bis zum Äquator des Tieres; von da an nimmt der Durchmesser des Neurophanquerschnittes an Ausdehnung rasch ab (Fig. 8) und verschwindet in der Nähe der adoralen Wimperspirale ganz. Einige Myophane scheinen von keinem

Neurophan begleitet zu sein. Doch konnte ich eine Gesetzmäßigkeit in diesen Verhältnissen nicht feststellen. Bei Verzweigungen des Myophans scheint sich das Neurophan nicht immer oder wenigstens nicht immer an derselben Stelle gleichfalls zu verzweigen (Fig. 8). Jedoch verzweigen sie sich oftmals unregelmäßig und unabhängig von den Myonemen. Auch scheinen sie oft plötzlich von einem Myophan auf das nächstliegende oder über dieses hinweg auf ein drittes überzuspringen, ohne daß ich den Eindruck hätte, als beruhe dieses Verhalten auf gewaltsamer Verlagerung bei der Präparation.

Wie aus der Betrachtung der Querschnittsbilder ohne weiteres hervorgeht, müssen die Neurophane in der aboralen Körperhälfte des Tieres in der Flächenansicht wesentlich stärker erscheinen als die Myophane. Die Dicke der ersteren beträgt etwa 2 μ, die der Myophane, wie auch Bütschli angiebt, 1 μ.

Es erscheint mir hier angebracht, darauf hinzuweisen, daß vielleicht schon August Brauer 1885 („Bursaria truncatella etc."; Jenaische Zeitschrift, Bd. 19) die von mir hier beschriebenen Gebilde gesehen hat. Die betreffende Stelle in der erwähnten Arbeit lautet:

„Wir müssen annehmen, daß vom Peristom aus ebenso wie vom Saugnapf Fasern entspringen, welche verschieden weit unter der Cuticula hinauf- resp. hinunterlaufen. Die Fasern sind nämlich am untersten Ende des kontrahierten Körpers am stärksten, und diese Stärke reicht bis zu einer gewissen Höhe, etwa bis zu $^1/_3$ des Körpers hinauf, so daß scheinbar eine Ringzone entsteht .... Nach oben zu werden sie beträchtlich dünner und sind bald nicht mehr zu erkennen, wohl deshalb, weil sie fehlen. Andere sieht man dagegen wieder unterhalb des Peristoms auftreten."

Wenn ich diese Stelle richtig verstehe, so hat Brauer unter den vom Saugnapf entspringenden dicken Fasern die Neurophane verstanden, die in der That von der angegebenen Zone an schwächer werden und schließlich ganz verschwinden; unter den vom Peristom ausgehenden verstand er die Myoneme, die eben bei normaler Lage im aboralen Körperabschnitt unter den Neurophanen verschwinden.

Es lag nahe, diese Untersuchungen auch auf andere mit Myonemen ausgerüstete Infusorien auszudehnen. Bei Spirostomum ambiguum, das mir nur in geringer Menge zur Verfügung stand, erschwert die außerordentliche Feinheit der Elemente den Nachweis; jedoch gelang es in einzelnen Fällen, vermittelst der oben angeführten Dreifachfärbung eine Verdoppelung der in den Zwischenstreifen hinziehenden Fibrillen zu erkennen (Fig. 4). An Vorticellinen (Carchesium und Epistylis) konnte ich trotz wiederholter Versuche nichts finden, was

der geschilderten Erscheinung analog wäre; auch aus anderen, später zu besprechenden Gründen glaube ich, daß die Vorticellinen mit den vorgenannten Infusorien in diesem Punkte nicht verglichen werden dürfen.

Was mir sonst noch über die hier beschriebenen Gebilde festzustellen gelang, ist äußerst dürftig. Sicher erscheint nur, daß sie sich von den Muskelfibrillen sowohl morphologisch wie funktionell erheblich nnterscheiden. Schon die oben erwähnte verschiedene Färbbarkeit spricht hierfür. Daß die Neurophane die Kontraktilität der Myoneme nicht teilen, geht klar aus ihrem Verhalten bei stark kontrahierten Tieren hervor. Während nämlich bei diesen die Mnskelfibrillen, ihrer Funktion gemäß, sich verkürzt und, besonders im aboralen Körperdrittel, oft fast bis auf das Dreifache verdickt zeigen, bleiben die Neurophane ersichtlich stets gleich lang und gleich dick; im kontrahierten Tiere liegen sie schlaff und etwas geschlängelt über dem Myonem in dem Zwischenstreifen.

Auch in ihrem Verhalten gegen Reagentien unterscheiden sich die Neurophane von den Mnskelfibrillen durch ihre ungemein starke Neigung zum Verquellen. An schlecht konservierteu Präparaten kann diese Verquellung so weit gehen, daß die Fibrillen streckenweise das rosenkranzartige Aussehen der Kerne von Stentor coeruleus imitieren.

Aber auch bei den best konservierten Exemplaren zeigen sie ein varicöses Aussehen, das stark an die Nervenfibrillen von Hydra erinnert (s. Fig. 9, 10). Ich möchte diese rein äußerliche Ähnlichkeit nicht etwa als Beweis für die nervöse Natur der in Rede stehenden Organellen anführen, sondern nur als Unterscheidungsmerkmal gegenüber den lange bekannten Myonemen.

Die einzige Möglichkeit, meine Vermutung wahrscheinlich zu machen, daß es sich hier thatsächlich um nervöse Gebilde handelt, lag in toxikologischen Experimenteu. Gelingt der Nachweis, daß gewisse Gifte, die bei Metazoen notorisch die Nerven affizieren, bei Stentor und Spirostomum im Gegensatz zu andereu Protozoen eine analoge Wirkung ausüben, so ist das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen hochdifferenzierten Ciliaten anzunehmen. Es wird dann miudestens sehr wahrscheinlich sein, daß die Träger der nervösen Funktion eben die bei anderen Ciliaten nicht nachzuweisenden Neurophane seien.

Die von mir angewandteu Agentien, die mir den gewünschten Beweis zum Teil mit großer Schärfe lieferten, waren Morphin in salzsaurer, Strychnin in salpetersaurer Lösung, ferner Atropin, Akonitin, Coffein, Curare, Bromnatrium, Physostigmin, Pikrotoxin,

Nicotin rein. Die Lösungen wurden sämtlich mit Brnnnenwasser hergestellt.

Ich begann mit der Übertragnng einer Anzahl von Stentoren in 1 % Lösung von Morphinum hydrochlor. Znr Kontrolle setzte ich noch Paramaecium, Stylonichia, Didinium nasutum nnd Amoeba proteus zu. Es gelang in vielen Fällen, diese Infusionen im Uhrschälchen vierzehn Tage und länger am Leben zu erhalten. Während die sämtlichen anderen Protozoen in ihrem Verhalten niemals eine Veränderung wahrnehmen ließen, zeigten sich die Stentoren gewöhnlich schon nach Verlanf einer halben Stunde außerordentlich träge; sie saßen lang ausgestreckt im Schlamm fest und büßten ihre Empfindlichkeit gegen Erschütterung und taktile Reize immer mehr ein. Nach Verlauf von etwa zwei Tagen konnte man sie mit der Präpariernadel derb anstoßen oder im Wasser umherrollen, ohne daß darauf Kontraktion eintrat. Jedoch erfolgte auf Zusatz beliebiger Konservierungsflüssigkeiten stets eine langsame, aber vollständige Kontraktion. Derselbe Versuch, an einigen Exemplaren von Spirostomum ambiguum ausgeführt, ergab das gleiche Resnltat.

Eine Anzahl von Stentoren, fünf Tage lang in 2 ccm Morphinlösung von 0,5 % gezüchtet, zeigte nach dieser Zeit ihre Empfindlichkeit gegen taktile Reize auf ein Minimnm reduziert. Die schon genannten anderen Protozoen ließen eine Veränderung in ihrem Verhalten nicht erkennen; Teilung, Konjugation (Paramaecium, Stylonichia) und Nahrungsaufnahme (Didinium, Amoeba) nehmen ihren normalen Verlauf; eine Abnahme oder Erhöhung der Beweglichkeit ist nicht zu bemerken.

Es wurden nun der Infusion 3 Tropfen 0,15 % Atropinlösung zngesetzt, da vielfach Atropin als Antidot bei Morphinvergiftnng empfohlen wird. Einen wirklichen Antagonismus beider Gifte stellt Kunkel (Handb. d. Toxikologie, Jena, 1901, p. 811) in Abrede, obgleich jedes von ihnen als Antidot gegen das andere im Gebrauch ist. Nachdem sich aber bei meinen Untersuchungen an so niedrigen nnd verhältnismäßig einfachen Organismen deutlich eine Aufhebung der Morphinwirkung nach Atropinzusatz ergeben hat, dürfte diese Ansicht doch vielleicht der Rektifizierung bedürfen. Nach weiteren drei Tagen nämlich hatten die Stentoren langsam ihre volle Reizbarkeit wiedererlangt.

Wieder vier Tage später waren sämtliche Stentoren abgestorben, die übrigen Protozoen zeigten keiue Veränderung. Auch die in reinen Morphinlösungen gezüchteten Stentoren und Spirostomen starben gewöhnlich nach 10—14 Tagen ab, während die übrigen

Protozoen irgend eine Beeinflussung durch das Gift nicht erkennen ließen.

Als prompt wirkendes Antidot gegen Morphin erwies sich in Übereinstimmung mit Kunkel's[1]) Angaben das Pikrotoxin (in wässeriger Lösung). Die betreffenden Versuche werden später erwähnt werden.

Bromnatrium machte einen ähnlichen Einfluß geltend wie Morphin. In 0,02 % Lösung zeigten sich die Stentoren zwar nie so vollständig ausgestreckt, aber ebenso unempfindlich gegen Berührung wie in Morphinlösung. Ein Exemplar wurde mit der Nadel in der Mitte durchgerissen, ohne Kontraktionsbewegungen gezeigt zu haben. Nach einigen Tagen starben die Stentoren in der Lösung ab, die übrigen Infusorien mehrere Tage später. Eine Giftwirkung auch auf das Protoplasma behindert überhaupt wesentlich das Experimentieren und die Deutung der Befunde.

Eine ähnliche lähmende Wirkung brachten fast alle von mir angewandten Agentien hervor, so besonders Akonitin, Nikotin, Physostigmin, in schwächerem Grade Atropin, Pikrotoxin und Strychnin.

Bei letzterem Gifte gelang es mir trotz vielfach wiederholter Versuche nicht, die erwartete, der Lähmung vorangehende Erhöhung der Empfindlichkeit sicher nachzuweisen. Der Grund hierfür dürfte vielleicht in der stark toxischen Protoplasmawirkung des Strychnins liegen, die ein Arbeiten mit stärkeren Lösungen unmöglich macht und auch bei schwachen Lösungen das Vergiftungsbild sehr trübt (bei 0,00075 % waren schon nach kurzer Zeit alle Protozoen abgestorben).

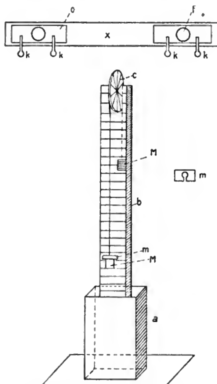
Um so wertvoller ist der Befund bei Versuchen mit Coffein. Stentor und Spirostomum, in eine 0,005 % Lösung gebracht, zeigten schon nach kurzer Zeit eine garnicht zu verkennende Erhöhung der Empfindlichkeit gegen Erschütterung und taktile Reize, ganz analog den Erscheinungen, die das Coffein bei höheren Tieren hervorruft.

Da nun aber alle bisherigen Versuche nicht gestatten, die Erhöhung oder Verminderung der Reizbarkeit exakt festzustellen oder gar nach irgend einem Maßstabe zu messen, so konstruierte ich mir einen kleinen Apparat nach dem Muster der im physikalischen Unterricht gebräuchlichen Fallmaschine.

Auf dem Fußgestell a, das die Höhe des Objekttisches besitzt, ist das 15 cm hohe Stativ b aufgerichtet, das mit einem Maßstab versehen ist. Auf der Spitze ist ein Rädchen c angebracht, über

[1]) A. a. O. p. 932 f.

dessen Rinne eine Schnur mit den beiden je 50 gr schweren Gewichten M läuft. Hänge ich nun auf der einen Seite ein Übergewicht m an, so fällt dieses mit dem einen Gewicht M bis zur Höhe des Objektträgers herab, wobei das zweite Gewicht M auf der anderen Seite in die Höhe gezogen wird. Natürlich nimmt die Schnelligkeit und Wucht des Falles zu, wenn das Übergewicht m



oder die Fallhöhe vergrößert werden. Ich lege nun quer über zwei Objekttische das an beiden Enden durchbohrte dünne Brettchen x und befestige jedes Ende mitsamt einem Objektträger o vermittelst zweier Klammern k auf dem Objekttisch. Bringe ich nun auf jeden Objektträger gerade über der Öffnung f einen Tropfen der Infusion, so steht er für zwei Beobachter frei, das Verhalten der Tiere in dem Augenblick festzustellen, wo das Gewicht M + m auf die Mitte des Brettchens x auftrifft und die gewünschte Erschütterung hervorruft.

Die lebendige Kraft, mit der das Gewicht auf das Brettchen auffällt, läßt sich aus den bekannten Größen leicht berechnen und durch die physikalische Einheit „Erg." ausdrücken.

Ich setze die Masse des Übergewichtes in Gramm = m,
die Masse jedes der beiden konstanten Gewichte = M,
die Geschwindigkeit im Momente des Auffallens = v,
die durchmessene Höhe = h (in cm),
die Erdbeschleunigung g = 10 (genauer 9,81).

Hierdurch erhalte ich die Formeln:

$$\text{Die gesuchte Größe } x = \frac{1}{2} m v^2$$

$$v = \sqrt{2 g h \frac{m}{m + 2 M}}$$

$$x = \frac{1}{2} m \, 2 g h \frac{m}{m + 2 M} = \frac{g h m^2}{m + 2 M}$$

$$g = 10$$

$$M = 50$$

$$x = \frac{10 h m^2}{m + 100} \text{ Erg.}$$

Hänge ich z. B. ein Übergewicht von 20 g an und lasse das Ganze von 10 cm Höhe herabfallen, so erhalte ich das Resultat:

$$x = \frac{10 \cdot 10 \cdot 20^2}{20 + 100} = \frac{100 \cdot 20}{6} = 333 \text{ Erg.}$$

Der größeren lebendigen Kraft, mit der die Gewichte das Brettchen treffen, entspricht selbstverständlich eine stärkere Erschütterung des letzteren, bis zu einer gewissen Grenze nämlich, die sich jedenfalls nach der größeren oder geringeren Elastizität des Brettchens richtet.

Vermittelst dieses einfachen Apparates gelang es mir, und jedenfalls mit größerer Exaktheit als sonst möglich wäre, von Fall zu Fall die Empfindlichkeit der auf dem Objektträger befindlichen Stentoren gegen Erschütterung festzustellen. Durch die vielfach wiederholten und kontrollierten Versuche gelangte ich zur Aufstellung der folgenden Tabelle, die natürlich nur für die von mir geschaffenen Bedingungen, insbesondere nur bei dem von mir verwendeten Brettchen, Gültigkeit besitzt. Die Tabelle drückt in der Einheit Erg. die geringste Kraft aus, die ich jeweils auf das Brettchen wirken ließ und dabei beim ausgestreckten, im Schlamme festsitzenden Stentor coeruleus Kontraktion erzielte. Die Schwankungen bei den einzelnen Versuchen waren äußerst geringfügig.

Stentor coeruleus, normal, 24 Stunden im Uhrglas gezüchtet, Kontraktion bei **170—190 Erg.**

St. coer. 24 Stunden in	Coffein	0,005 %	**60 Erg.**
„ „ „ „ „	Strychnin	0,00015 „	**240 Erg.**
„ „ „ „ „	Pikrotoxin	0,005 „	**560 Erg.**
„ „ „ „ „	Atropin	0,01 „	**600—700 Erg.**
„ „ „ „ „	Physostigmin	0,005 „	**700 Erg.**
„ „ „ „ „	Bromnatrium	0,0015 „	**700 Erg.**
„ „ „ „ „	Nikotin	0,006 „	**900—1000 Erg.**
„ „ „ „ „	Akonitin	0,005 „	**6480 Erg.**
„ „ „ „ „	Morphin	0,015 „	

zeigt selbst bei **11200 Erg.**, der höchsten Leistung, die ich mit meinem kleinen Apparat erzielen konnte, keine Kontraktion.

Versuche, die über 48 und mehr Stunden ausgedehnt wurden, zeigten ziemlich genau das gleiche Resultat in allen Fällen, wo die Tiere nicht in der Zwischenzeit abgestorben waren, wie besonders meist bei Strychnin und Bromnatrium.

Von Spirostomum ambiguum stand mir leider niemals genug Material zur Verfügung, um diese Versuche gleich systematisch auch an diesem Infusor zu wiederholen. Es genüge daher die Bemerkung, daß sich prinzipielle Unterschiede in der Wirkung der einzelnen Gifte in keinem Falle ergaben.

Einige weitere Versuche mit antagonistisch wirkenden Agentien zeigten gleichfalls interessante Resultate. Es wurden z. B. Stentoren in Nikotinlösung fünf Tage lang erhalten. Am fünften Tage war die Lähmung so stark, daß erst bei einem Schlag von 2250 Erg. Kontraktion erfolgte. Nach Zusatz von zwei Tropfen 0,16 % Atropinlösung zu 2 ccm Nikotinlösung von 0,006 % wurde innerhalb einer Viertelstunde die Empfindlichkeit der in Rede stehenden Ciliaten wieder auf ihr normales Maß gebracht; d. h. die Tiere reagierten prompt durch Kontraktion auf Schläge von 200 Erg.

Ähnlich verhält es sich bei den schon erwähnten Versuchen mit Morphin und seinen beinen Antidoten Atropin und Pikrotoxin. Die in Morphinlösung gezüchteten Stentoren reagieren wie gesagt nach 24 Stunden auf den stärksten mit meinem Apparat hervorgebrachten Schlag (Übergewicht 175 g; Höhe 10 cm; x = circa 11200 Erg.) nicht mehr, und diese Lähmung bleibt erhalten, so lange die Tiere in der Lösung am Leben erhalten werden können. Nach Zusatz von 3 Tropfen Atropinlösung 0.16 % zu 2 ccm geht die Lähmung innerhalb 24 Stunden soweit zurück, daß die Tiere auf 400—600 Erg. durch Kontraktion reagieren. Setzte ich einer gleichen

Quantität Morphinlösung drei Tropfen Pikrotoxin 0,02 % zu, so reagierten die Stentoren schon nach einer Stunde auf Schläge von 500 Erg.

Ausdrücklich zu erwähnen ist noch, daß bei allen bisher besprochenen Agentien auch die stärkste Lähmung niemals gestattete, das betreffende Infusor in ausgestrecktem Zustande zu konservieren. Versuche mit Sublimat, Osmiumsäure, Flemming'scher Lösung und Perenyi'schem Gemisch ergaben das gleiche negative Resultat. Auch heiße Sublimatlösung ergab kein anderes Resultat als bei in normalem Wasser gezüchteten Tieren; d. h. einige wenige Exemplare wurden in nicht vollständig kontrahiertem Zustande fixiert.

Es erübrigt nun noch die Besprechung der eigenartigen Erscheinungen, die ich bei Versuchen mit Curarelösung beobachtete. Auch das Curare besitzt neben seiner typischen Wirkung bekanntlich noch eine schwache Protoplasmawirkung, und dieser Umstand verhindert leider das Gelingen langdauernder Versuche mit schwachen Lösungen. Ich konnte daher in Curarelösungen von allmählich steigender Konzentration niemals Lähmungserscheinungen an den Tieren beobachten, sondern nur das vorzeitige Absterben der Ciliaten. Aber die Experimente mit starken Lösungen (ein Tropfen 0,5 % Curarelösung einem Tropfen der Infusion auf dem Objektträger hinzugefügt) ergaben Resultate, die sofort den Unterschied in der Wirkung dieses Giftes von derjenigen der bisher besprochenen erkennen ließen. Spirostomum ambiguum und Stentor coeruleus wurden im Wassertropfen auf den Objektträger gebracht und ein Tropfen Curarelösung 0,5 % zugesetzt. Beide Tiere zogen sich sofort heftig zusammen. Bei Stentor trat, auch wenn die Curarelösung 0,1 % stark war, gleich darauf der Tod ein, wobei die Kontraktion oft so energisch war, daß die Rippen- und Zwischenstreifen zerrissen. Spirostomum dagegen streckt sich sofort wieder aus, schwimmt dann einige Minuten unter beständigen lebhaften Kontraktionen umher, die aber bald an Heftigkeit abnehmen. Schließlich wird auch die Ortsbewegung immer träger, bis nach 5 oder 10 Minuten das Infusor lang ausgestreckt, lebhaft wimpernd liegen bleibt und auf Erschütterung oder taktilen Reiz durchaus nicht mehr reagiert. Allmählich erlischt das Wimperspiel, und plötzlich löst sich das Tier in Detritus auf. In dem eben beschriebenen Lähmungszustand nun läßt sich Spirostomum völlig ausgestreckt durch beliebige Fixierungsflüssigkeiten sehr schön konservieren. Kontraktion läßt sich beim curaresierten Tiere nur durch Zusatz starker Physostigminlösung auslösen, und zwar erfolgt die Kontraktion langsam und von Pausen unterbrochen, worauf das Tier

bald abstirbt nnd sich auflöst. In seltenen Fällen gelang es auch durch Atropin diese Wirkung in schwächerem Grade zu erzielen.

Die bei Spirostomnm so leicht und sicher hervorgebrachte Curarelähmung, die auch beim Fixieren erhalten bleibt, konnte ich bei Stentor nur an tagelang mit Morphin vorbehandelten Exemplaren erzielen, und auch da erhielt ich die Tiere nie so vollständig ausgestreckt wie Spirostomum. Auch hier konnte ich wegen der Protoplasmagiftigkeit nur mit rasch wirkenden starken Lösungen arbeiten.

Wie wir gesehen haben, wirken die von mir versuchten Agentien bei Stentor und Spirostomum durchgehend analog wie bei höheren Tieren, während die anderen Protozoen eine Beeinflussung durch die meisten dieser Gifte nicht erkennen lassen. Bromnatrium, Strychnin und Curare, denen schon lange eine Plasmawirkung zugeschrieben wird, erweisen sich, auf die Dauer auch auf Amoeba oder Paramaecium angewandt, als tödlich, während z. B. Morphin in 1 %iger Lösung diese Organismen durchaus nicht verändert, ebenso wie Nikotin. Als ich z. B. Stentor coeruleus und Dileptus anser zusammen in einem Uhrgläschen mit Nikotinlösung 0,006 % züchtete, trat bei Stentor zunächst die schon beschriebene Unempfindlichkeit gegen Reizung ein; im Verlaufe von sechs Tagen starben die sämtlichen Stentoren ab, während Dileptus anser sich außerordentlich stark vermehrte.

Es dürfte wohl die nächstliegende und wahrscheinlichste Erklärung für das Verhalten von Stentor und Spirostomnm in den genannten Lösungen sein, daß es sich hier wie bei höheren Organismen um eine Lähmung sensibler Gebilde handelt. Sehr gut würde zu dieser Annahme der Effekt stimmen, den Fixierungsflüssigkeiten auf die gelähmten Tiere machen. Wir hätten hierin eine direkte Einwirkung auf die durch das Gift nicht angegriffenen kontraktilen Elemente, die Myoneme, vor uns, eine durch den chemischen Reiz bedingte idiomuskuläre Bewegung.

Andererseits besitzen wir im Coffein ein Agens, das, wieder ganz analog den Befunden bei höheren Tieren, eine erhöhte Reizbarkeit eben der Elemente hervorruft, die die übrigen Substanzen lähmen.

Dieser Parallelismus der toxikologischen Erscheinungen zeigt sich ferner in dem Antagonismus zwischen Morphin und Atropin, Nikotin und Atropin etc.

Ganz anders ist jedenfalls die Curarewirkung aufzufassen, die übrigens Verworn [1]) für Spirostomum, Stentor, Carchesium vollständig

[1]) „Psycho-Physiologische Protistenstudien", p. 99.

in Abrede stellt, während nach meinen Erfahrungen schon eine Lösung von 0,0008 % innerhalb 24—30 Stunden auf alle Protozoen tödlich wirkt (auf Stentor und Spirostomum noch viel rascher), und starke Lösungen die oben beschriebenen Erscheinungen immer zur Folge hatten. Curare lähmt bekanntlich bei höheren Tieren die motorischen Elemente, insbesondere die Nervenendigungen an quergestreiften Muskeln, und der Umstand, daß sich das curaresierte Spirostomum ambiguum fixieren läßt, ohne daß die idiomuskuläre Kontraktionsbewegung eintritt, macht einen ähnlichen Erfolg bei dem genannten Ciliat wahrscheinlich.

Nun wäre es allerdings nach meinem Dafürhalten eine etwas kühne Annahme, daß die nervösen Organellen unserer Ciliaten etwa schon in sensible und motorische Fibrillen differenziert wären, vielleicht unterschieden durch den Besitz des oben beschriebenen Endknöpfchens. Man könnte wohl ebensogut annehmen, daß die Myoneme selbst auch als motorische Bahnen funktionieren.

Auffallend ist nun das verschiedene Verhalten von Stentor und Spirostomum bei Curarevergiftung. Jedoch läßt sich dies vielleicht einfach erklären aus dem verschiedenen Verhalten der normalen Infusorien bei Reizungen. Spirostomum ambiguum, gegen mechanische Reize und Erschütterung weit reizbarer als Stentor coeruleus (es reagiert in normalem Zustande auf Schläge von 50—60 Erg.), ist ein ungemein bewegliches Tier. Auf jeden Reiz, der überhaupt stark genug ist, es zu irritieren, antwortet es durch schnelle Kontraktion, der aber ebenso schnell wieder eine Streckung folgt. Jeder stärkere oder länger andauernde Reiz wird durch eine Reihe rasch auf einander folgender Kontraktionen und Streckungen beantwortet. Stentor hingegen verharrt gewöhnlich in Kontraktion, und zwar um so länger, je stärker der Reiz war oder je länger er dauerte. Da nun Stentor überhaupt gegen chemische oder toxische Einwirkungen weit empfindlicher zu sein scheint als Spirostomum, so ließ sich das verschiedene Verhalten beider Ciliaten bei dem Hinzufügen starker Curarelösung schon voraussagen. Stentor kontrahiert sich sofort und verbleibt in Kontraktion, so lange der starke Reiz des Giftes anhält, und stirbt sehr rasch in kontrahiertem Zustande ab. Ob vor dem Tode eine Lähmung motorischer resp. kontraktiler Elemente eintritt, ist natürlich nicht festzustellen. Bei Spirostomum dagegen, das der Vergiftung des Plasmas weit länger Stand hält, tritt diese Lähmung sicher während des beständigen Aufeinanderfolgens von Kontraktion und Streckung allmählich ein, die Kontraktionen werden dadurch immer schwächer und schließlich ganz unmöglich.

Ein histologischer Unterschied ließ sich an den Myophanen beider Ciliaten nicht erkennen; die von Bütschli für Stentor coerulens angegebene Querstreifung der Myophane konnte ich nie wahrnehmen, auch nicht bei der Betrachtung im polarisierten Licht und mit den stärksten Vergrößerungen.

Auch hier also haben wir es mit einer Erscheinung zu thun, die im Prinzip ganz den Phänomenen entspricht, die von höheren Tieren bekannt sind. Auch der Antagonismus von Physostigmin und Curare entspricht den schon bekannten Befunden. Die vorhin erwähnte Kontraktion des curaresierten Spirostomum nach Atropinzusatz war nie erhehlich und konnte nicht sicher genug festgestellt werden. Doch wäre eine sichere Bestätigung dieser Beohachtung von Wichtigkeit, da nach Krukenberg [1]) am Blutegel, dessen motorische Nervenendigungen durch Curare völlig gelähmt sind, Atropin eine idiomuskuläre Kontraktion noch hervorruft. Gegebenenfalls müßte man also bei Spirostomum doch wohl motorische, mit den Myonemen nicht identische Bahnen annehmen.

Interessant war mir die Angabe Verworn's [2]), daß er bei Stentor coeruleus durch Übertragung in Chloroformwasser und durch Einwirkung von Chloroformdämpfen vollständige, später in frischem Wasser wieder verschwindende Narkose erzielt habe. Mir selbst gelang dieser Versuch nie; die erste sichtbare Einwirkung des Chloroform war immer gleich tödlich. Ich konnte bei dieser Gelegenheit nur feststellen, daß Stentor unter dem Einfluß von Chloroform-, Äther-, Kampfer- oder Osmiumsäuredämpfen viel rascher abstirbt als Spirostomum, also auch hier wie sonst immer gegen Giftwirkungen weit empfindlicher ist. Auffallend viel unempfindlicher gegen diese Dämpfe sowie gegen Strychnin und mehrere andere Gifte zeigte sich Carchesium. Im übrigen gelang es mir bei Peritrichen ebenso wenig, analoge Giftwirkungen, die auf die Anwesenheit nervöser Gebilde hindeuten, festzustellen, als ich den Neurophanen ähnliche Gebilde hatte finden können.

Um nun also unsere Resultate kurz zusammenzufassen: wir haben durch die oft und sorgfältig wiederholten toxikologischen Versuche bei Stentor coeruleus und Spirostomum ambignum zweifellos eine so auffallende Übereinstimmung mit den Wirkungen auf die Nerven höher organisierten Tiere festgestellt, daß wir wohl unbedingt

[1]) Vergleichend physiologische Studien an den Küsten der Adria. Heidelberg 1880. Erste Abteilung: Vergleichend-toxikologische Untersuchungen.

[2]) a. a. O. p. 100f.

das Vorhandensein nervöser Organellen bei diesen Tieren annehmen müssen. Diese Organellen sind nicht identisch mit den Myophanen. Sicherlich existieren derartige sensible Differenzierungen, vielleicht auch besondere motorische. Auf die Wimperbewegung scheinen diese Elemente keinen Einfluß auszuüben, sondern nur auf die Bewegung der Myoneme. Mit Wahrscheinlichkeit läßt sich annehmen, daß die nervösen Funktionen von den „Neurophanen" versehen werden, die ich bei Stentor und Spirostomum auffand und in ihrem Verlauf bei Stentor coeruleus genauer verfolgen konnte. Wir haben also hier in der That eine einzige Zelle vor uns, die nicht nur alle Thätigkeiten eines höheren Organismus ausführt, sondern auch für jede einzelne derselben ein besonders differenziertes Zellorgan besitzt. Mit dem „Neurophan" dürfte die Zahl dieser Zellorgane vollständig geworden sein; denn bekannt waren schon die kontraktile Vakuole als Exkretions-, vielleicht auch Respirationsorgan, der Nebenkern als Centrum geschlechtlicher Thätigkeit, ferner die Muskelfibrillen, während die Funktion des Darmes vom Entoplasma vermittelst der Nahrungsvakuolen ausgefüllt wird.

Es lag wohl nahe, außer den gefundenen noch weitere nervöse Elemente in der Gegend des Peristoms, als der empfindlichsten Partie des Stentor, zu suchen, wie dies auch Schuberg gethan hat. Jedoch gelang es mir trotz meiner Bemühungen nicht, an dieser Stelle etwas zu finden, was man mit Wahrscheinlichkeit als nervöses Gebilde hätte ansprechen können. Vor allem zeigten sich, wie schon erwähnt, die sehr feinen Myophane des Peristomfeldes niemals von Neurophanen begleitet.

Es glückte mir aber bei dieser Gelegenheit, mich über den Bau der Basalapparate der Membranellen genau zu informieren. Schuberg [1]) hat diese Verhältnisse nicht ganz richtig, nämlich zu einfach, beschrieben. Die von ihm behauptete „bilamellöse Struktur" der Membranellen kann ich bestätigen. Seine Angaben jedoch über die Befestigung der Membranellen sind folgende:

Nach ihm setzen sich die Membranellen in Gestalt eines dreieckigen Plättchens, der „Basallamelle", in das Körperinnere fort. Die Spitze der Basallamelle soll in ein nach vorn gekrümmtes Fädchen auslaufen, das „Endfädchen". Diese sämtlichen Endfädchen sollen sich in einer sogenannten „Basalfibrille" vereinigen, welche der adoralen Zone in ihrem ganzen Verlaufe folgt (Fig. 2 und 6). In Wahrheit sind diese Verhältnisse wesentlich komplizierter.

[1]) A. a. O. p. 207 ff.

Zum Verständnis dieser Verhältnisse scheint es mir angezeigt, die von STEIN[1]) und später noch von SCHUBERG[2]) gegebene Schilderung des Peristoms hier kurz zu rekapitulieren. Das ganze Peristom oder „Stirnfeld" (SCHUBERG) ist gegen den übrigen Körper des Tieres durch die adorale Wimperspirale abgegrenzt. Diese Wimperzone umzieht annähernd kreisförmig das Vorderende des Tieres (eben das Stirnfeld). Anstatt aber den Kreis vollständig zu schließen, schlägt sie sich kurz vorher spiralig ein und dringt in die Tiefe. Das Stirnfeld folgt hier dem Wimperstreifen und bildet so die „Peristomtasche" und den „Schlund" (STEIN).

Jedoch geht dieser „Schlund", wie SCHUBERG bemerkt, so kontinuierlich in das Peristomfeld über, daß eine scharfe Trennung beider Teile nicht möglich ist. Von hier führt nach SCHUBERG eine schiefe Rinne an die Stelle, wo die adorale Wimperspirale ihr Ende findet, und mangels einer Fortsetzung der Cuticula das Entoplasma frei zu Tage tritt, an den „Mund". An diese Mundöffnung nun setzt sich der entoplasmatische „Schlund" SCHUBERG's an. Das von der Cuticula bedeckte Stirnfeld nun zeigt seine eigene Myophanstreifung, die der Wimperspirale parallel verläuft; Neurophane konnte ich, wie gesagt, hier nicht finden (Fig. 6). (Vgl. zu dieser Schilderung in SCHUBERG's mehrfach angezogener Schrift Fig. 2, 3, 4).

Die adorale Wimperspirale nun, um die es sich hier allein handelt, ist nach außen durch einen schmalen, pigmentfreien Streifen, den „Randstreif" SCHUBERG's, begrenzt. Sie ist in ihrer ganzen Länge mit Membranellen besetzt, d. h. mit Reihen fest und dauernd verklebter Wimpern.

BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF[3]) haben zuerst für die Membranellen von Stentor die von SCHUBERG[4]) schon bei Bursaria konstatierte „bilamellöse Struktur" festgestellt, d. h. die Zusammensetzung einer Membranelle aus zwei neben einander stehenden Wimperreihen.

Die oben (p. 320) wiederholte Schilderung SCHUBERG's nun der Befestigung der Membranellen im Körperinnern also ist es, die nicht ganz richtig ist, insofern, wie gesagt, die Verhältnisse in Wahrheit noch komplizierter sind.

[1]) Organismus der Infusionstiere. II. Abteilung. Leipzig 1867.

[2]) A. a. O. p. 202 ff.

[3]) BÜTSCHLI, Protozoen. p. 1335.

[4]) SCHUBERG, Über den Bau der Bursaria truncatella. Morphol. Jahrb. 1886. Bd. 12.

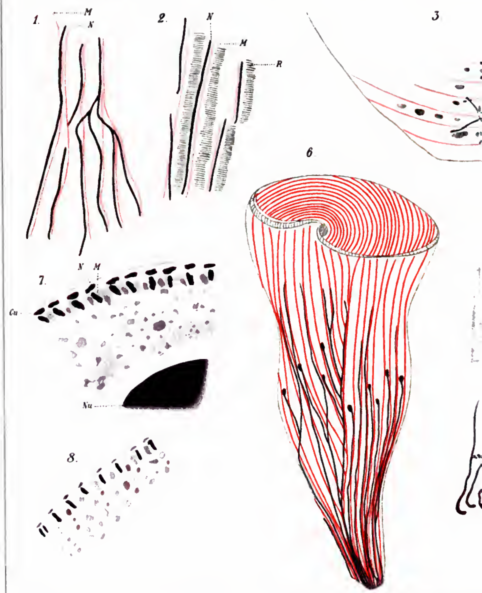
Jede Membranelle scheint zwei verschiedene Fortsätze („Basallamellen“) ins Körperinnere zu senden, wo sie sich ganz verschieden verhalten. Betrachtet man nämlich das Peristomfeld von oben, so sieht man bei oberflächlicher Einstellung die Membranellen, resp. ihre Basallamellen, sich ganz einfach etwa bis zu dem Punkte hinziehen, wo sie auf die Schuberg'sche „Basalfibrille“ treffen sollten (Fig. 11 a); bei etwas tieferer Einstellung bemerkt man, daß diese angebliche „Basalfibrille“ aus den rechtwinklig umgebogenen, stark verdickten „Endfädchen“ der Basallamellen besteht. Sie sind alle nach einer Richtung umgebogen, berühren sich aber unter einander nicht, so daß thatsächlich die „Basalfibrille“ sich bei genauerem Zusehen in ebenso viele Teile auflöst, als Membranellen vorhanden sind (Fig. 11 b).

Bei noch tieferer Einstellung verschwinden diese Gebilde, und es zeigen sich weitere Fortsätze, die noch tiefer ins Protoplasma, bis zum Randstreif des Stirnfeldes (Schuberg) verlaufen. Diese letzteren Fortsätze gabeln sich teils schon auf der Höhe der sogenannten „Basalfibrille“, teils erst weiter innen. Einzelne Gabelenden von benachbarten Fortsätzen scheinen sich manchmal unter einander zu vereinigen. Im ganzen entsteht hier eine arkadenähnliche Figur, die auf dem Randstreif (rstf. Fig. 11 c) als Basis ruht. Außerdem erscheint die ganze Zone vom Randstreif bis zu den hakenförmigen Umbiegungen der Endfädchen aus einer Art von Membran zu bestehen. Dadurch, daß diese ganze membranöse Zone sich bei losgelösten Peristomfeldern oft nach innen umschlägt, wird leicht das Bild einer „Basalfibrille“ vorgetäuscht.

Die große Komplikation dieses Apparates, die mehr zu bedeuten scheint als eine Befestigung der Membranellen im Protoplasma, legt die schon von Schuberg angedeutete Vermutung nahe, daß vielleicht auch diese Gebilde, wenigstens zum Teil, nervöse Funktion haben könnten. Jedoch spricht der schwerwiegende Umstand dagegen, daß mir bei meinen Vergiftungsversuchen ein Einfluß der Nervengifte auf die Wimperbewegung niemals aufgefallen ist.

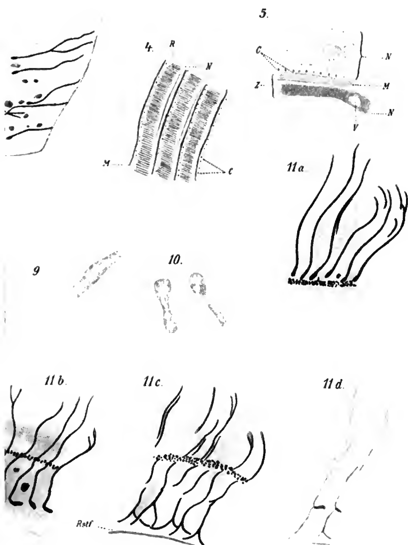
Vorstehende Arbeit wurde auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. R. Hertwig im Sommer 1902 im zoologischen Institut zu München ausgeführt.

Ich ergreife die Gelegenheit, um meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Hertwig, an dieser Stelle meinen tiefgefühlten Dank



Neresheimer gez.

Verl. v Gustav Fisc[h]


5.
4.
R
N
C
N
Z
M
N
V
M
C
11 a.
9
10.
11 b.
11 c.
11 d.
Rstf

für seinen anregenden Unterricht sowohl, wie für sein freundliches Interesse an dem Fortgange der Arbeit auszusprechen. Zugleich danke ich herzlichst Herrn Dr. Scheel für seine stets liebenswürdige Unterstützung mit Material und mit seinem geschätzten Rat.

München, November 1902.

Litteraturverzeichnis.

1) Stein: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1867.

2) Ernst Haeckel: Zur Morphologie der Infusorien. Jenaische Zeitschrift Bd. VII, 4. 1873.

3) Richard Greeff: Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Archiv f. Naturgesch. 1870, I. 1871, I.

4) Rossbach: Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Arbeiten des zool. Inst. Würzburg. 1874.

5) O. Bütschli: Protozoen. (In Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs.) 1880—1889.

6) Krukenberg: Vergleichend-physiol. Studien an den Küsten der Adria. Heidelberg 1880. I. Abt. Vergl. toxikologische Untersuchungen als experimentelle Grundlage für eine Nerven- und Muskelphysiologie der Evertebraten.

7) August Brauer: Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 19. (Neue Folge Bd. 12.) Jena 1886.

8) Schuberg: Über den Bau der Bursaria truncatella. Morphol. Jahrb. Bd. 12. 1886.

9) Derselbe: Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere Bd. 4. 1889.

10) M. Verworn: Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

11) C. B. Schürmayer: Über den Einfluss äusserer Agentien auf einzellige Wesen. Dissertation. Jena 1890.

12) Kunkel: Handbuch der Toxikologie. Jena 1901.

Figurenerklärung.

Tafel VII.

Die Figuren wurden mit Systemen von Zeiss und Leitz hergestellt, vermittelst eines Zeichenapparates nach Abbe. Sämtliche Figuren beziehen sich auf Stentor coeruleus, nur Fig. 4 auf Spirostomum ambiguum.

Fig. 1. Stentor coer. Verlauf der Fibrillen; wenig deformiert. Färbung nach Mallory I. Vergr.: Leitz. Immers. $^1/_{12}$. Ocul. 4.

Fig. 2. Stentor coer. Stück des Ektosarkes, Flächenansicht, etwas zerrissen. Färbung: Mallory I. Vergr.: Leitz, Immers. $^1/_{12}$. Ocul. 4.

Fig. 3. Stentor coer. Stark gedrehtes Exemplar, grösseres Stück. Neurophane mit Endknöpfchen. Färbung: Mallory I. Vergr.: Leitz, Obj. 5. Ocul. 4.

Fig. 4. Spirostomum ambiguum. Kleine Partie des Ektosarks. Färbung: Mallory II. Vergr.: Zeiss, Homog. Immers. $^1/_{18}$. Compens. Ocul. 6.

Fig. 5. Stentor coer. Kleine Partie des Ektosarks. Flächenansicht. Färbung: Mallory I. Vergr.: Zeiss. Homog. Immers. Apert. 1.30, Apochr. 2.0 mm. Comp. Ocul. 12.

Fig. 6. Stentor coer. Seitliche Ansicht. Schema des Faserverlaufs.

Fig. 7 u. 8. Zwei Querschnitte durch Stentor coer. in der Äquatorialgegend (7) und mehr oralwärts (8). Färbung: Mallory II. Vergr.: Zeiss. Homog. Immers. Apert. 1.30, Apochr. 2.0 mm. Comp. Ocul. 8.

Fig. 9. Stücke von Neurophanen mit Varicositäten. Färbung: Mallory I. Vergr.: Zeiss. Homog. Immers. Apert. 130, Apochr. 2.0 mm. Comp. Ocul. 12.

Fig. 10. Endknöpfchen der Neurophane. Färbung und Vergr. wie Fig. 9.

Fig. 11. Stentor coer. Kleiner Ausschnitt aus der adoralen Wimperspirale, von oben gesehen; a. höchste, b. mittlere, c. tiefste Einstellung. Färbung: Mallory I. Vergr. wie Fig. 9. d. Schema, aus a, b, c kombiniert.

Buchstabenerklärung.

R. = Rippenstreif.	Z. = Zwischenstreif.
M. = Myophan.	N. = Neurophan.
V. = Varicosität.	C. = Cilienbasen.
Cu. = Cuticula.	Nu. = Kern.

Rstf. = Randstreif des Stirnfeldes.

Die Kernteilung des Entosiphon.

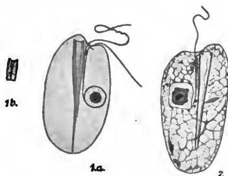
Von
S. Prowazek, München.

(Hierzu 12 Textfiguren.)

Die Kernverhältnisse des Entosiphon sulcatum (Duj.) Stein bieten einige wichtige Aufschlüsse für die Beurteilung der Kerne der Flagellaten im allgemeinen und der der Euglenoiden im speziellen dar. Die Organisation des Entosiphon wurde seinerzeit von Bütschli [1]) zutreffend geschildert und es mag hier nur auf die diesbezügliche Beschreibung hingewiesen werden. Unsere Form zeichnet sich zunächst durch einen langen, langsam sich verjüngenden, düten- oder kegelförmigen Schlundapparat aus, der bis an das Hinterende der Zelle des Protozoons verläuft und im Innern an günstigen Präparaten 2 rascher sich verjüngende „Fibrillendifferenzierungen" erkennen läßt, die auch der optische Ausdruck eines inneren noch zarteren Kegels sein könnten, der retraktil ist und an der Ausstülpung des Schlundapparates sich beteiligt, — die weitere Ausbildung dieses interessanten Mechanismus wird wohl am besten durch die Zeichnungen klargelegt (Fig. 1a und b, Fig. 2 und 3a). Seitlich scheint der Apparat eine Öffnung zu besitzen. Die beiden Geißeln lassen zunächst an ihrer Basis an einigen Präparaten eine kleine, undeutliche, basalkörperartige Verdickung erkennen und senden dann von hier ihre beiderseitig getrennten, später aber zusammenlaufenden Rhizoplasten längs der einen Wand des Schlundapparates gegen den Kern, an dessen Wandung sie gemeinsam endigen. Der Kern enthält

[1]) O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschrift für wiss. Zoologie, 30. Bd., p. 255. T. XI—XV. 1878. G. Klebs Flagellatenstud. II. Z. f. wiss. Zoolog. 55. Bd., 1893, p. 389.

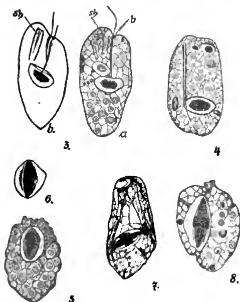
einen Innenkörper mit einem peripheren chromatischen Belag, eine Kernsaftzone mit einem sehr spärlichen, äußerst schwer wahrnehmbaren Gerüstwerk und eine sehr deutliche Kernmembran, der Chromatinkörner angelagert sind (Fig. 1). Der Innenkörper färbt sich mit Boraxkarmin und Mayer's Haemalaun **sehr blaß,** mit Eisenhaematoxylin nimmt er je nach seinem Dichtezustand verschiedene Nuancen an; doch werden gerade diese Bilder zur Darstellung ausgewählt, da die besagte Färbung die meisten Einzelheiten des Objektes erkennen ließ.



Vor der Teilung wird der Kern zunächst länglich und die Geißel insertion wandert gleichsam an der Peripherie der nun oval werdenden Kugel, die zunächst oben eine Delle erhält, dahin (Fig. 3a u. b). Bald kann man statt der 2 4 Geißeln erkennen, die zuweilen völlig gebogen sind (Fig. 3b). Manchmal gewinnt es den Anschein, als ob sie sich durch Längsteilung vermehrt hätten — doch scheint mir eine derartige Annahme aus vielen Gründen unhaltbar zu sein. Sie mögen wohl von ihrem Basalkorn aus von neuem entstehen. Dagegen dürfte sich das Basalkorn spalten, was auch von Laveran und Mesnil für Trypanosoma nachgewiesen wurde. Durch diesen Vorgang einerseits, sowie durch die vorschreitende Zerdehnung des Kernes anderseits werden die zunächst gemeinsam entspringenden 4 Geißeln in 2 entlegene Geißelpaare zerteilt (Fig. 9). Der Innenkörper wurde inzwischen zusehends spindelförmiger (Fig. 3—5), wobei man oft die Beobachtung machen kann, daß sich dessen beide Pole nicht ganz gleich verhalten.

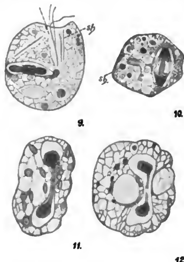
Das Chromatin ordnet sich immer mehr und mehr zu einer Äquatorialplatte an (Fig. 6), die schließlich in dichter Anordnung wie ein Ring den Spindelinnenkörper umgibt (Fig. 7 und 8). Außer-

dem kann man von dessen Polen noch zarte, zu der Äquatorialplatte verlaufende Mantelfasern verfolgen (Fig. 8). Der Spindelkörper gewinnt central eine fibrilläre Differenzierung und mit vorschreitendem Wachstnm zerteilt er innerhalb der Kernmembran terminal an diese



anfangs drückend und so selbst kolbig werdend die äquatorialen Chromatinansammlungen. Auf den diesbezüglichen kritischen Stadien bemerkt man sodann die helle Centronukleolusspindel mit polaramphidiscusartig ansitzenden Chromatinansammlungen (Fig. 10), die sich später an die verdickenden, an Färbbarkeit abermals gewinnenden Enden des Innenkörpers (Centronukleolusspindel) Fig. 11 und 12 mantelartig herumlegen. An der Durchschnürungsstelle bemerkt man eine Andentung einer Spindelplatte (Fig. 12). Die Kernmembran schwindet anf keinem Stadium, sie war vielmehr frühzeitig äquatorial eingezogen und beteiligt sich an dem Zerschnürungsvorgang. Über die Teilung des Schlundapparates konnte nicht viel nenes ermittelt werden. An den sich teilenden Tieren wurden die Längsfurchen sehr deutlich. Der Kern des untersuchten Flagellaten ist demnach ein Centronukleus, der die ihn charakterisierenden Eigenschaften in noch viel prägnanterer Weise als der Centronukleus der Euglena zur Schan trägt nnd aus diesem Grunde in

phylogenetischer Hinsicht ganz besonders interessant ist. Nach den Untersuchungen von Blochmann und Keuten sowie nach eigenen gelegentlichen Beobachtungen stellt der Innenkörper dieser letzteren



Flagellaten bei der Teilung ein gleichmäßig gefärbtes Stäbchen dar, zu dem sich die Chromosomen parallel gruppieren, und das in der Folgezeit die charakteristische Hantelform annimmt.

Erklärung der Abbildungen:

sh = Schlundapparat — b = Basalkorn.

1 a. Normales Tier; etwas schematisiert.
1 b. Obere Schlundpartie.
2. Flagellat mit einem etwas veränderten Kern.
3 a und b. Anfangsstadien der Teilung. Vermehrung der Geißel.
4 und 5. Vor der sogen. „Spindelbildung“ (4 schiefer Schnitt, 5 Querschnitt).
6. „Spindelbildung“ (weitgehende Differenzierung).
7 und 8. Ausgebildete Centronukleolusspindel (schiefe Schnitte).
9—12. Spätere Teilungsstadien dieser.

Comp. Ocular 8. Obj.: Homog. Ölimm. 1/12. Fig. sind nach Schnittpräparaten gezeichnet, Totopräparate ließen zu wenig Details erkennen.

Der Zellbau und die Fortpflanzung der Hefe.

(Zusammenfassende Übersicht.)

Von

E. Jahn (Berlin).

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Die bisherigen Untersuchungen der Hefezellen sind im allgemeinen von dem Streit über die systematische Zugehörigkeit des Pilzes beeinflußt worden. Man war sich von vornherein im Klaren darüber, daß die Wachstumsweise der Hefe nur die Folge ihrer eigenartigen Lebensweise sei, und schon in den ersten Abhandlungen über die Morphologie der Hefe in den fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts findet sich die Ansicht, die auch noch heute die herrschende ist, daß man hier einen Fadenpilz vor sich habe, der unter den extremen Bedingungen, unter denen die Hefe lebt, das sprossende Wachstum angenommen habe. Den Beweis dafür liefert die Beobachtung, daß echte Hyphenpilze, soweit sie überhaupt derartige Bedingungen vertragen, dann genau ebenso zu sprossen beginnen wie die Hefe. Man hatte diese Erfahrung zuerst nur bei Mucorarten gemacht, und Brefeld meinte deshalb in seiner ersten Abhandlung über diesen Gegenstand (Nr. 4), daß Saccharomyces zu den Mucorineen zu rechnen sei. Als er später fand, daß die Conidien der Brandpilze in Nährlösungen ebenfalls hefeartig sprossen, verbesserte er seine Ansicht dahin, daß vielleicht eine Ustilaginee vorliege, und als er noch später entdeckt hatte, daß auch die Conidien verschiedener Basidiomyceten (Exobasidium, Tremella u. a.) in Nährlösungen wie die Hefe wachsen, äußerte er sich dahin, daß man in der Hefe die „Sproßconidien“ eines unbekannten Pilzes vor

sich habe, über dessen systematische Zugehörigkeit man nichts wisse. Auf die Sporenbildung in den Zellen legte er wenig Gewicht, namentlich weil bei Phycomyceten verschiedene Fälle bekannt waren, daß ein Sporangium zu einer Conidie vereinfacht werden kann oder eine Conidie nachträglich in ihrem Innern Sporen bildet. Sein Gegner de Bary sah aber gerade in der Sporenbildung denjenigen Vorgang, der für die Zugehörigkeit im System entscheidend ist. Die Sporen entstehen in der Zelle durch freie Zellbildung genau so wie in einem Ascus. Die Hefe sei wahrscheinlich ein niederer Ascomycet aus der Verwandtschaft der Exoasceen. Nach einer dritten Ansicht, die sich in einigen Lehrbüchern vertreten findet, sind die Hefen sehr niedrige, neben die Schizomyceten zu stellende Organismen, „Blastomyceten“, die zu höheren Pilzen keine Beziehungen haben.

Diese Ansicht gründete sich auf den Streit über die Zellstructur der Hefe. Ähnlich wie bei den Bakterien war hier der Nachweis des Zellkerns mit solchen Schwierigkeiten verbunden, daß von Zeit zu Zeit die Behauptung wiederholt wurde, die Hefen ermangelten ebenso wie die Bakterien eines echten Zellkerns. Außerdem waren in der Zelle stark färbbare Körnchen nachzuweisen, die ebenfalls an die Körnchen in der Bakterienzelle und an Bütschli's Vermutungen über die Kerne der Bakterien erinnerten. Die zahlreichen älteren Arbeiten, die sich mit dem Kern der Hefe beschäftigen, sollen hier nicht angeführt werden. In den Abhandlungen von Wager (Nr. 11) und Guilliermond (Nr. 5) findet sich eine sorgfältige historische Übersicht.

Es zeigte sich schließlich, daß das Vorhandensein eines Kerns mit Unrecht bestritten wurde. Er ist unter Umständen sogar, was schon Nägeli behauptet hatte, ungefärbt zu sehen, dagegen ist die Differenzierung einer Kernmembran und eines Nukleolus mit Schwierigkeit verbunden. Nur Janssens und Leblanc (Nr. 7) behaupteten 1898, sie hätten einen Kern von normalem Bau gefunden und hätten ferner gesehen, daß in einer vor der Sporenbildung stehenden Zelle zwei Kerne vorhanden wären, die zunächst verschmelzen. Der Fusionskern teile sich dann zum Zweck der Sporenbildung zweimal durch eine Art reduzierter Karyokinese.

Im selben Jahre veröffentlichte Wager eine Abhandlung über den Kern der Hefe (Nr. 11). Er fand auch den kernartigen Körper, er kam aber aus der Beobachtung der Vakuolen und der in ihnen verteilten stark glänzenden Körnchen zu einer interessanten neuen Auffassung des Kernapparates; dabei knüpft er an Vermutungen an, die vorher schon von Eisenschitz geäußert worden waren.

In jungen wachsenden Zellen der Hefe findet man schon nach einigen Stunden eine Vakuole (Fig. 1), die mit stark färbbaren Körnchen gefüllt ist. Diese Körnchen bilden manchmal auch ein Netzwerk im Innern der Vakuole. Der Kern liegt gewöhnlich in ihrer unmittelbaren Nähe. Wenn die Gährung einige Zeit angedauert hat, wird die Vakuole kleiner und kleiner (Fig. 3) und verschwindet häufig ganz und gar. An ihrer Stelle erscheint gewöhnlich eine riesige Glykogenvakuole infolge der reichlichen Ernährung. Die Vakuolenkörnchen bleiben in der Nähe des Kerns, anscheinend im Plasma, liegen.

Wenn in knospenden Zellen (Fig. 2) die Körnchenvakuole noch vorhanden ist, teilt sie sich ebenfalls, und ein kleinerer Teil geht in die neu abgeschnürte Zelle über. Erst später teilt sich der Kern. Ist keine Vakuole mehr da, wird wenigstens ein Teil der Körnchen von der neuen Zelle aufgenommen.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 1. Zelle von Saccharomyces cerevisiae nach dreistündiger Gährung mit dem Kern und der Körnchenvakuole. Nach Harold Wager. 1898.

Fig. 2. Knospende Zelle. Ein Teil der Körnchenvakuole geht in die junge Zelle. Nach H. Wager. 1898.

Fig. 3. Die Glykogenvakuole hat sich mächtig entwickelt und das Plasma mit dem Kern und den Körnchen an die Wand gedrückt. Nach H. Wager. 1898.

Fig. 4. Eine Zelle von Saccharomyces cerevisiae mit gut differenziertem Kern (Heidenhain's Hämatoxylin). Nach Guilliermond. 1902.

Wager erklärte nun, daß der bisher für den Kern angesehene Körper nicht der Kern, sondern der Nukleolus sei und daß der eigentliche Kernapparat durch die Körnchenvakuole und ihren Inhalt vertreten werde. Der Nukleolus sei immer vorhanden; ein Kern könne es nicht sein, woran ja schon frühere Beobachter gezweifelt hätten, weil es ein vollständig homogener Körper sei. Das Chromatin sei nicht immer in eine Vakuole eingeschlossen, sondern liege in späteren Stadien der Gährung auch in Form eines Netzwerks in der Nähe des Nukleolus oder sei zuweilen auch durch das Plasma zerstreut (Fig. 3).

In jungen Zellen entsteht die Chromatinvakuole aus der Verschmelzung mehrerer kleiner Vakuolen, die Körnchen enthalten. Die Chromatinnatur der Körnchen folgert Wager aus ihrer Färbbarkeit,

aus ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Verdaunngsflüssigkeit nnd aus der engen Verbindung zwischen Kern und Chromatinvakuole.

Es ist kein Zweifel daran, daß diese Auffassung Wager's irrtümlich ist. Hoffmeister (Nr. 6) hat im Jahre 1900 nachgewiesen, daß der Kern von Saccharomyces bei sorgfältiger Färbung eine Membran erkennen läßt und, was namentlich bei der Sporenbildung erkannt werden kann, zu den Vakuolenkörnchen in keiner danernden Beziehung steht.

Eine einigermaßen befriedigende Aufklärung über die Natur des Kernes nnd der merkwürdigen Körnchen verdanken wir erst Guilliermond (Nr. 5).

Der Kern der Hefe ist nach ihm am besten durch die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinfärbung nachzuweisen; dasselbe Verfahren haben auch Wager und besonders Hoffmeister empfohlen. Man sieht dann, daß eine stark färbbare Kernmembran vorhanden ist. Im Innern erkennt man, wenn die Differenzierung gelungen ist, deutlich Chromatinelemente; auch einen Nukleolus beobachtet man mitunter (Fig. 4). Bei gewissen Schimmelpilzen (Dematinm, Oidium), die im übrigen ihrer Zellstruktur nach der Hefe sehr ähnlich sind, ist dieser „Nukleolus“ so wenig deutlich, daß Guilliermond meint, es handele sich wohl nur nm zusammengeballtes Chromatin. In solchen Fällen empfiehlt er, das Wort „Chromoblast“ zu gebrauchen. Das Vorhandensein eines Nukleolns im Kern der Hefe spricht für ihren Anschluß an die höheren Pilze. Auch Guilliermond hat niemals eine karyokinetische Kernteilung beobachten können.

Den Körnchen hat er besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Er bestätigt, daß sie sich mit allen Kernfarbstoffen färben. Auffallend ist, daß sie dabei, genau so wie die Körnchen der Bakterienzelle, mit Vorliebe einen roten Farbentou annehmen. Selbst wenn man Methylenblau, Gentianaviolett, Methylgrün oder Hämatoxylin gebraucht, stellt sich im allgemeinen dieser rötliche Ton ein; Methylenblau zeigt sich dabei als unzuverlässig: bisweilen färbt es die Körnchen intensiv blau. In anderen Fällen sieht man nur in der Mitte größerer Körnchen die rote Färbung, während die Randzone den Ton des Farbmittels angenommen hat. Eisenhämatoxylin färbt schwarz. Nach der Ansicht Guilliermond's handelt es sich bei dieser „Metachromasie“, wie auch schon Bütschli angenommen hat, um eine chemische Einwirkung der Körner auf den Farbstoff. Auch in der lebenden Zelle nehmen sie Methylenblau auf.

Diese Ähnlichkeit mit dem Chromatin ist aber nur scheinbar, sie kann auch durch Vorbehandlung mit manchen Flüssigkeiten

(Chromsäure) sehr vermindert werden. Eiweißreaktionen geben die Körnchen nicht, in Pepsinsalzsäure lösen sie sich nicht, sie widerstehen einer 10prozentigen Kalilauge und wässeriger Salzsäure nach 24stündiger Einwirkung. Sehr schwer ist es aber, etwas Genaues über ihre chemische Natur zu ermitteln. Guilliermond versuchte, durch Abänderung der Kulturbedingungen, durch Weglassung aller stickstoffhaltigen Körper aus der Nährflüssigkeit indirekt einen Aufschluß über ihre Zusammensetzung zu erhalten; er bekam aber keine sicheren Ergebnisse.

Er ist der Überzeugung, daß die Körnchen identisch sind mit den roten Körnchen der Bakterienzelle, die Bütschli in seiner ersten Mitteilung als das Chromatin der Baktèrien bezeichnet hatte. Sie sind seither der Gegenstand einer umfangreichen Litteratur geworden. Die Reaktionen gegen Farbstoffe und gegen lösende Agentien stimmen bei den Hefen und Bakterien vollkommen überein. Er giebt den Körnchen demgemäß denjenigen Namen, den sie in der bakteriologischen Litteratur zuerst erhalten haben, das ist die Bezeichnung „metachromatische Körperchen"; sie hat Babes (Nr. 1) im Jahre 1889 zuerst vorgeschlagen. Sie sind seither bei verschiedenen Organismen anderer Zugehörigkeit nachgewiesen worden, so von Lauterborn bei den Diatomeen, ebenso bei Flagellaten und Infusorien.[1])

Fast immer ist mit Deutlichkeit zu erkennen, daß die größeren Körnchen in Vakuolen liegen; ihre Gestalt ist sehr wechselnd, Fusionen zwischen einzelnen sind hin und wieder zu beobachten.

Obwohl Guilliermond über die chemische Natur der Körnchen zu keinem Ergebnis gekommen ist, glaubt er über ihre physiologische Bedeutung mit Bestimmtheit sagen zu dürfen, daß es Reservestoffe sind. Er schließt dies aus folgenden Beobachtungen: Ihre Zahl nimmt in Hefezellen und in den Zellen der untersuchten Schimmelpilze mit wachsender Lebensthätigkeit zu, junge knospende Zellen erhalten von der Mutterzelle mit Regelmäßigkeit einen Vorrat, bei

[1]) Bei der Myxomycetenfamilie der Cribrariaceen kommen im Plasmodium und später angeklebt an die Haut der fertigen Sporangien Körnchen vor (Dictydinkörnchen), die der Referent untersucht hat. Sie zeigen dieselbe Vorliebe für Kernfarbstoffe, dieselbe Neigung zur Rotfärbung, dieselbe Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien, so daß wohl kein Zweifel an der nahen Verwandtschaft mit den metachromatischen Körperchen obwalten kann (Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft, Bd. XIX 1901 S. 97). Zu einer Entscheidung über ihre chemische Natur konnte der Referent auch nicht kommen. Im Plasmodium von Cribraria sind sie manchmal auffallend groß (6 μ). Auch die Cellulinkörner, die Pringsheim bei den Saprolegnien beschrieben hat, müßten auf ihre Beziehungen zu den metachromatischen und den Dictydinkörnern untersucht werden.

allen Pilzen ist kurz vor der fruktifikativen Periode der Vorrat am größten. In Hungerkulturen nehmen sie schnell an Zahl und an Größe ab. Besonders interessant ist ihr Verhalten vor der Sporenbildung von Saccharomyces cerevisiae. Sie werden dann allmählich kleiner und weniger zahlreich und liegen schließlich nur noch als kleine Punkte an den Rändern ihrer Vakuolen. Merkwürdigerweise wird zu eben dieser Zeit die Vakuolenflüssigkeit färbbar und nimmt mit den charakteristischen Färbemitteln der metachromatischen Körperchen eine blaßrote Farbe an. Auffallend tritt dieser Farbenton namentlich nach dem Zusatz von Methylenblau hervor. Guilliermond weiß das nur dadurch zu erklären, daß er eine Auflösung der Körperchen in der Vakuolenflüssigkeit annimmt. Ein Säuregehalt der Vakuolen kann die Farbenänderung nicht hervorrufen, weil gerade Methylenblau in saurer Lösung nicht rot wird.

Man kann nicht behaupten, daß durch diese cytologischen Untersuchungen die systematische Seite der Hefenfrage aufgeklärt wäre. Brandpilze, Monilia, Dematium, Oidium und ähnliche Pilze sind nach Guilliermond ganz ähnlich gebaut wie die echten Hefen; nur soll Saccharomyces den Nukleolus deutlich zeigen. Glücklicherweise wurden im Verlaufe der Untersuchungen andere Thatsachen bekannt, die auch hierüber Licht verbreitet haben und die Vermutung de Bary's über die Beziehungen zu gewissen Ascomyceten zu bestätigen scheinen.

Im Jahre 1893 fand Lindner im Hirsebier der ostafrikanischen Neger einen Hefepilz, der sich durch die Art seines Wachstums von den bisherigen Formen unterschied. Die Zellen gehen hier nicht durch Sprossung auseinander hervor, sondern durch Verlängerung der Mutterzellen und nachträgliche Querwandbildung; die Zellteilung ist also ganz diejenige gewöhnlicher Hyphen. In der Struktur und der Sporenbildung gleicht dabei diese Form, die Lindner (Nr. 9) in einer neuen Gattung Schizosaccharomyces unterbrachte, den übrigen Hefen. Zufällig fand Beiyerinck (Nr. 3) kurz darauf eine zweite Art derselben Gattung auf alten Korinthen. Er nannte sie Schizosaccharomyces octosporus, weil sie acht Sporen in den Zellen erzeugte. Die Auffindung dieser Form erregte ein großes Interesse, weil die Achtsporigkeit ganz an die Sporenbildung der Ascomyceten erinnerte. Als Schiönning in Kopenhagen nicht lange darnach (Nr. 10) bei eben dieser Art die Sporenbildung untersuchte, machte er die Wahrnehmung, daß die Zellen vorher mit benachbarten verschmelzen und die Querwände auflösen. Er gab einen kurzen

Bericht über seine Beobachtung, ohne über das Verhalten des Kerns etwas mitzuteilen.

Hoffmeister (Nr. 6) überzeugte sich bei seiner Untersuchung über den Kern der Hefe davon, daß thatsächlich während dieser Zellfusion eine Kernverschmelzung stattfände. Ausführliche Angaben über die Einzelheiten dieses Vorganges bei den beiden bekannten Arten von Schizosaccharomyces verdanken wir wieder Guilliermond.

Bei S. octosporus ist die Konjugation sehr leicht zu beobachten; sie geht der Sporenbildung immer voraus. Entweder findet sie zwischen zwei zufällig neben einander liegenden Zellen verschiedener Abkunft statt oder sehr häufig zwischen Schwesterzellen, die eben durch Querwandbildung aus einer gemeinschaftlichen Mutterzelle entstanden sind. In Fig. 5 ist in a die Querwand gebildet, in b sind die Tochterzellen abgerundet, in c bilden sie einen Kanal und verschmelzen in den folgenden Figuren zum achtsporigen Ascus. Der Kanal ist bisweilen bei ungünstig liegenden Zellen weit länger.

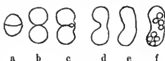


Fig. 5.
Kopulation zwischen zwei Schwesterzellen von Schizosaccharomyces octosporus. a) 8 Uhr, b) 10 Uhr, c) 1 Uhr, d) 2 Uhr, e) 5 Uhr, f) 6 Uhr. Nach Guilliermond. 1902.

Diese Konjugation zwischen Schwesterzellen ist ein neues Beispiel zu der großen Reihe von ähnlichen Fällen, die gerade in den letzten Jahren bekannt geworden sind. Die Kerne der beiden verschmelzenden Zellen wandern in den Kanal, liegen dort in einem dichten Plasma, das sich zunächst vor der trennenden Wand anhäuft, und vereinigen sich dann nach Auflösung der Wand. Der Fusionskern teilt sich dann mehrfach und liefert die acht Sporen. Guilliermond macht darauf aufmerksam, daß dieses der erste Fall einer Fusion zweier wirklicher Schwesterkerne sei; denn bei Actinosphaerium, Basidiobolus und in allen anderen Fällen handelt es sich um Kerne, die entweder durch Zellteilungen oder Reduktionsteilungen um einige Generationen getrennt sind.

Die zur Konjugation gelangenden Kerne sind im allgemeinen gleich groß; Ungleichheiten, die bisweilen auftreten, scheinen mehr auf Zufall zu beruhen. Fälle von Apogamie sind nicht selten; es wird dann zwar der Kanal gebildet, die Querwand aber wird nicht aufgelöst, sondern es entstehen in jeder Zelle vier Sporen.

Bei dem Lindner'schen Schizosaccharomyces pombe hat Guilliermond ebenfalls nachgewiesen, daß die Sporenbildung immer

die Folge einer Konjugation ist. Nach der Kanalbildung bewahren die beiden verschmelzenden Zellen, die oft ebenfalls durch Teilung einer einzigen entstanden sind, hier deutlicher ihre alte Form (Fig. 6). Die vier Sporen, die nun gebildet werden, verteilen sich gewöhnlich zu je zweien in jede der konjugierten Einzelzellen.

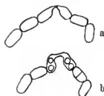


Fig. 6.
Kopulation zweier Zellen von Schizosaccharomyces pombe. a) Vor und b) nach der Sporenbildung.
Nach Guilliermond. 1902.

Man könnte nun einwenden, daß die beiden Arten der Gattung Schizosaccharomyces gar keine echten Hefen sind, sondern Ascomyceten, die, wie viele Pilze anderer Herkunft, eine der Hefe ähnliche Lebensweise angenommen haben. Einem sonderbaren Zufall ist es zu danken, daß gleichzeitig mit den Entdeckungen Hoffmeister's und Guilliermond's eine echte Hefe bekannt geworden ist, die ebenfalls eine Art Sexualität besitzt.

Barker in Cambridge machte im Jahre 1901 bekannt (Nr. 2), daß er bei einer echten Hefe, die von gewöhnlichem Handelsingwer stammte und in Nährlösung kultiviert worden war, eine Konjugation aufgefunden habe. Es war ihm bei der Kultur dieser Hefe aufgefallen, daß je zwei sporenbildende Zellen immer durch einen schmalen Kanal zusammenhingen; in jeder der also verbundenen Zellen waren im allgemeinen je zwei Sporen. Durch Kultur im Hängetropfen hat er sich dann davon überzeugt, daß diese Doppelzellen einem Sexualakt ihr Dasein verdanken. Aus benachbarten Zellen (Fig. 7) wachsen Protuberanzen einander entgegen, sie lösen bei der Berührung die trennenden Zellwände auf und lassen auch ohne Anwendung von Färbungen erkennen, daß in dem so entstandenen Kanal eine Ansammlung dichteren Plasmas stattfindet. Einige Stunden nach der Fusion begann sich in jeder Zelle das Plasma zu kontrahieren, und die Anhäufung glänzender Körnchen leitete die Sporenbildung ein. Die Bildung und Richtung des bisweilen ziemlich langen Kanals nach der Nachbarzelle hin scheint durch einen eigentümlichen Reiz veranlaßt zu werden; der Verfasser teilt eine Reihe interessanter

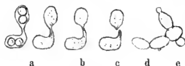


Fig. 7.
Zygosacharomyces Barkeri. a) Sprossende Zellen, b—e) verschiedene Stadien der Kopulation. Nach Barker. 1901.

Beobachtungen mit, wie zwei in der Nähe liegende Zellen durch eine mittlere Zelle gleichzeitig zur Kanalbildung bestimmt wurden.

In ausführliche Untersuchungen über den Kern hat sich Barker nicht eingelassen, immerhin hat er festgestellt, daß sich vor der Kopulation dem Kanal stark färbbare, kernartige Körper nähern und in ihm zur Verschmelzung gelangen.

Barker stellt die von ihm aufgefundene Hefe in eine neue Gattung Zygosaccharomyces.

Es sind drei Dinge, die bei den hier angeführten Untersuchungen über die Hefe ein allgemeines Interesse verdienen, die eigentümliche Form der Sexualität, das Auftreten und die Verwendung der metachromatischen Körperchen und der Bau des Kerns. Auffallend ist bei ihm namentlich die unscharfe Ausbildung des Nukleolus und das Fehlen der Karyokinese. Janssens und Leblanc, die einzigen, die eine Karyokinese des Kerns beobachtet haben, sind nach den von ihnen veröffentlichten Bildern augenscheinlich durch das Netzwerk der metachromatischen Körperchen irregeleitet worden.

Für die systematische Seite der Hefefrage ergiebt sich aus dem Vorkommen des Sexualakts und der Auffindung der Gattung Schizosaccharomyces, die eine hyphenartige Zellteilung besitzt, ein Anschluß an die Ascomyceten, wie ihn de Bary vermutet hatte. Der eigenartige Bau des Kerns findet sich allerdings bei den eigentlichen Ascomyceten (Peziza) nicht wieder; hier sind im Gegenteil hochausgebildete Kerne beobachtet. Dagegen sind bei der Gruppe der Exoasceen nach Untersuchungen, die Ikeno (Nr. 8) vor kurzem veröffentlicht hat, ebenfalls die Kerne durch eine abnorme Struktur und durch ein ganz abweichendes Verhalten bei der Teilung ausgezeichnet. An diese Gruppe scheinen sich also die Hefen am nächsten anzuschließen.

Nach der Drucklegung dieses Referats erschien noch eine kurze Mitteilung Guilliermond's (Comptes rendus, 1902, Oktob., „observations sur la germination des spores de Saccharomyces Ludwigii"). Er hat die interessante Beobachtung gemacht, daß die Sporen der Eichenhefe, die bei der Keimung zunächst mit einander verschmelzen, hierbei auch eine Kernfusion stattfinden lassen und dann erst die Mycelbildung beginnen. Man ist schon früher darauf aufmerksam geworden, daß diese Art bisweilen von den echten Hefen im Wachstum dadurch abweicht, daß sie nicht richtig sproßt, sondern wie Schizosaccharomyces Querwände bildet.

Es haben ferner zwei Ärzte, Feinberg („Über den Bau der Hefezellen und über ihre Unterscheidung von einzelligen tierischen Organismen." Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. XX. 1902) und Hirschbruch („Die Fortpflanzung der Hefezelle. I. II." Bakteriol. Centralbl. 1902. Abt. II), Beobachtungen über die Cytologie der Hefe bekannt gemacht. Da sich beide nur in höchst oberflächlicher Weise um die bisherige Litteratur gekümmert haben, ist es ihnen unbekannt geblieben, daß die von ihnen gebrauchte Fixierung (Austrocknen. absol. Alkohol) ganz ungeeignet und ihre Färbungsmethode (Säurefuchsin, Eosin-Methylenblau) sehr unzuverlässig ist. Beide Mitteilungen sind wertlos.

Litteraturverzeichnis.

1) Babes: Über isoliert färbbare Anteile der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene. 1889.
2) Barker, B. T. P.: A conjugating „yeast". Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B. Vol. 194. 1901.
3) Beiyerinck, M. W.: Schizosaccharomyces octosporus, eine achtsporige Alkoholhefe. Centralbl. f. Bakteriologie. XVI. 1894.
4) Brefeld, O.: Mucor racemosus und Hefe. Flora 1873.
5) Guilliermond, A.: Recherches cytologiques sur les levures et quelques moisissures à formes levures. Lyon (A. Storck) 1902.
6) Hoffmeister, C.: Zum Nachweis des Zellkerns bei Saccharomyces. Sitzungsberichte des naturw.-medizin. Vereins f. Böhmen „Lotos". Prag 1900. Nr. 5.
7) Janssens und Leblanc: Recherches cytologiques sur la cellule de levure. La Cellule. XIV. 1. Heft. 1898.
8) Ikeno, S.: Studien über die Sporenbildung bei Taphrina Johansoni Sad. Flora. Bd. 88. 1901.
9) Lindner, P.: Schizosaccharomyces pombe n. sp., ein neuer Gärungserreger. Wochenschrift für Brauerei. 1893.
10) Schiönning, H.: Nouvelle et singulière formation d'ascus dans une levure. (Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg. IV. Kopenhagen 1895.)
11) Wager, Harold: The nucleus of the yeast-plant. Annals of botany. XII. 1898.

Die geschlechtliche Entwicklung von Haemogregarina stepanovi im Rüsselegel *Placobdella catenigera.*

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Dr. Siegel (Berlin).

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Die Sumpfschildkröten (Emys lutaria) sind besonders in ausgewachsenem Zustande sehr oft mit einer schon längere Zeit bekannten Hämosporidie der Haemogregarina stepanovi infiziert. Man weiß von diesem in den roten Blutkörpern lebenden Parasiten bisher nur, daß er sich in den Schildkröten durch Schizogonie vermehrt und ausgewachsen in zwei ganz verschiedenen Formen vorkommt, in Bohnen- und Schlangenform; letztere ist, wenn sie das Blutkörperchen verläßt, beweglich. Die Bedeutung dieser morphologischen Differenz sowie die Art der Krankheitsübertragung blieb bis jetzt vollständig rätselhaft.

Als ich mich im Herbst 1901, um Protozoenstudien zu treiben, in Rovigno aufhielt, machte mich Herr Dr. Schaudinn darauf aufmerksam, daß die Schildkröten des Lago di ran, eines Teiches in der Nähe der zoologischen Station, häufig mit Blutegeln behaftet wären. Es sei nicht unwahrscheinlich, daß die Hämosporidien der Schildkröten durch diesen Egel übertragen würden.*)

*) Anmerkung des Herausgebers: Es sei mir gestattet, den Grund zu dieser von mir ausgesprochenen Annahme und damit zur Übertragung dieses Themas an Herrn Dr. Siegel hier kurz anzudeuten. Schon in Berlin hatte ich selbst Untersuchungen über die Eidechsen-Hämosporidie Karyolysus begonnen und nach

Mit einem möglichst großen Vorrat von Schildkröten und Egeln, die ich unterdessen als Placobdella catenigera (Moquin-Tandon) bestimmt hatte, fing ich darauf im Berliner zoologischen Institut meine Untersuchungen an, die nach vielen vergeblichen Akklimatisationsversuchen beider südlichen Tierarten bis jetzt zu folgenden Resultaten führten, deren Veröffentlichung in einer vorläufigen Mitteilung, trotzdem sie noch nicht vollständig abgeschlossen sind, mir durch ihre prinzipielle Bedeutung für die ätiologische Forschung gerechtfertigt erscheint, um so mehr, als nach meiner Berechnung die eingehende Beobachtung der ersten Entwicklungsformen des Parasiten im infizierten Schildkrötenblut noch längere Zeit beanspruchen dürfte.

Die zum Teil mit Bohnen-, zum Teil mit Schlangenformen der Haemogregarina stepanovi infizierten Blutkörper des Egels gelangen durch den Rüssel des Egels zunächst in die Magendivertikel (Fig. I, 6—12), wo das Blut stark eingedickt wird. Die Blutkörper erleiden dort mehrere Monate keine Veränderung, ebenso wenig die von ihnen eingeschlossenen Protozoen. Nur eine ganz geringe Menge gelangt täglich in den Darm (Fig. I 13—16, II 3, 5, 7), wo die Verdauung vor sich geht, die Blutkörper zerstört und die Hämosporidien frei werden. Die Bohnenformen findet man sämtlich nur wenig verändert und noch schön färbbar im Kote des Mastdarmes vor, während die Schlangen-

meiner Übersiedelung nach Rovigno hier fortgesetzt. Es hatte sich durch Infektionsversuche gezeigt, daß dieser Schmarotzer durch die Larven und Nymphen der Zecke Ixodes ricinus übertragen wird; ich habe auch die Befruchtung und Entstehung der Ookineten im Darm der Zecken bereits festgestellt und ferner ermittelt, daß die Übertragung sowohl durch dieselbe Generation der sich infizierenden Zeckenlarven erfolgen kann, als durch ihre Tochtergeneration. Diese Beobachtungen, die ich verpflichtet bin in den „Arbeiten aus dem kaiserl Gesundheitsamt" ausführlich zu publizieren (sie werden in Bd. XX, 1903 erscheinen), brachten eine Änderung meiner Ansicht über die Hämosporidienübertragung bei Kaltblütern hervor. Ich halte jetzt nicht mehr die im Zool. Centralbl. v. Juni 1899 p. 780 von mir ausgesprochene Vermutung über das Fehlen eines Zwischenwirtes bei Lankesterella für wahrscheinlich und glaube, daß mein Schüler Hintze bei den angeblichen Darmcysten dieser Form durch Coccidiencysten oder ähnliche Parasiten getäuscht wurde; der exakte Nachweis des Zusammenhanges dieser Stadien mit den Lankesterellen ist auch Hintze nicht gelungen, so daß die Übertragung der Froschparasiten noch eine offene Frage bleiben muß. Um so wünschenswerter erschien es mir, die ähnlichen Parasiten bei der ebenfalls im Wasser lebenden Sumpfschildkröte untersuchen zu lassen; das von mir beobachtete regelmäßige Vorkommen des Blutegels Placobdella an den Schildkröten führte ohne weiteres auf die Vermutung, daß dieser Schmarotzer etwas mit der Übertragung zu thun haben könne. Schließlich sei noch erwähnt, daß ich die Arbeit des Herrn Dr. Siegel verfolgt habe und auf Grund seiner Präparate dieselbe Überzeugung gewonnen habe, wie er sie hier ausspricht. Fritz Schaudinn.

formen mit Ansnahme ganz vereinzelter in den ersten Tagen der stürmischen Verdaunng in den Mastdarm mitgerissener verschwinden. Dieselben verwandeln sich zwischen den Zotten des Darmes zum Teil in Makro-, zum Teil in Mikrogameten nm, letztere von außer-

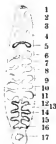


Fig. I.

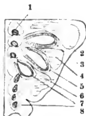


Fig. II.



Fig. III.



Fig. IV.

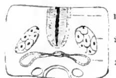


Fig. V.

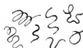


Fig. VI.



Fig. VII.

Fig. I. Placobdella catenigera M. T., schematisch; etwa 2fache Vergrößerung. 1 Augen. 2 Cölomdrüsen. 3 u. 4 Speicheldrüsen. 5 Ösophagusdrüsen. 6—12 Magendivertikel. 13—16 Darmdivertikel. 17 Mastdarm.

Fig. II. Frontalschnitt durch die hintere Partie des Egels (schematisch). 1 Herz mit Klappen. 2, 4, 6 mit Schildkrötenblut gefüllte Magendivertikel. 3, 5, 7 Darmdivertikel umgeben von Bluträumen. 8 Mastdarm mit Kotballen.

Fig. III. Mikrogameten von Haemogregarina stepanovi mit Restkörper. Vergrößerung etwa 1000fach.

Fig. IV. Zwei Ookineten von H. stepanovi. Vergrößernng etwa 1000fach.

Fig. V. Frontalschnitt durch die vordere Partie des Egels. 1 Rüssel. 2 Speicheldrüse. 3 Ösophagusdrüse.

Fig. VI. Sporozoitenausstrich aus der Ösophagusdrüse des Egels. Vergrößerung etwa 1000fach.

Fig. VII. Schnitt durch die Ösophagusdrüse des Egels. Die Drüsenzellen sind mit Sporozoiten gefüllt, die znm Teil in das Lumen der Drüse ausschwärmen.

gewöhnlicher Kleinheit (Fig. III). Hier kommt auch die Befruchtung zu stande, und wir finden die Produkte derselben als Ookineten (Fig. IV) wiederum in gestreckter Form in den Bluträumen, welche die Darmdivertikel umschließen (Fig. II), nnd weiterhin im Herzen,

besonders in der Gegend der Klappen (Fig. II, 1), vor. Die Kernteilung beginnt anscheinend sofort nach der Befruchtung, denn wir sehen in den im Blute schwimmenden Ookineten bis zu 16 Kerne, welche schön in parallelen Reihen angeordnet der gestreckten Körperform des Ookineten angepaßt sind. Mit dem Blutstrom gelangen die Ookineten in die Zellen der sogenannten Ösophagusdrüsen (Fig. I, 5 u. V, 3), welche kurz hinter dem Rüssel ihre gemeinsame Mündung haben. Hier runden sich die Parasiten ab, und unter starker Vergrößerung derselben entsteht eine sehr große Anzahl von Kernen, die sich mit Plasma umgeben, die Sporozoitoblasten. Dieselben machen verschiedene Entwicklungsstadien durch, welche zur Entstehung von spiralig aufgewundenen Fäden (Fig. VI) führen, die schließlich frei werden und mehr oder minder gewunden im Lumen der Drüse sich finden (Fig. VII). Hiermit ist der Entwicklungsgang im Egel beendet, die reifen Sporozoiten gelangen beim Saugeakt in das Schildkrötenblut.

Die Sporozoiten fanden sich nicht allein in den Ösophagusdrüsen sämtlicher ausgewachsenen Egel, mochten sie nun aus Rovigno oder aus Südrußland stammen, woher ich eine größere Sendung durch Vermittlung des Herrn Dr. Lignau in Odessa erhielt, sondern, was ganz besonders bemerkenswert erscheint, auch schon in den kaum entwickelten Ösophagusdrüsen der noch unreifen Embryonen, die noch vom Dotter leben. Von letzteren wurden etwa 50 Stück untersucht, die aus Rovigno stammten und erst in Berlin ihre Entwicklung aus dem Ei vollendeten.

Indem ich wegen der ausführlichen Beschreibung der Kernentwicklungsstadien der Protozoen sowie der Versuchsanordnung und Färbetechnik auf die ausführliche Arbeit verweise, welche ich später in dieser Zeitschrift zu veröffentlichen gedenke, will ich zum Schluß die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen kurz zusammenfassen.

1. Die geschlechtliche Entwicklung der Haemogregarina stepanovi läßt sich in allen Stadien im Körper der Placobdella catenigera verfolgen.

2. Die bisher rätselhaften beweglichen Schlangenformen der Haemogregarina stepanovi im Schildkrötenblut sind die Gameten.

3. Von allgemeiner pathologischer Bedeutung ist die germinative Infektion des Egeleies. Diese Art der Infektion ist, soweit mir bekannt, mikroskopisch nachgewiesen nur bei Eiern des Schwammes Spongelia pallescens durch eine parasitäre Alge (F. E. Schulze), sowie bei Eiern der Seidenraupe durch ein Myxosporidium, Nosema bombycis.

Über einen neuen Blutparasiten der indischen Frösche.

Von

Privatdozent Dr. med. **N. Berestneff** (Moskau).

(Hierzu Tafel VIII und 1 Textfigur.)

In Anbetracht meines Interesses für die Frage der Blutparasiten aus dem Protozoenstamme bei Kaltblütern benutzte ich eine im Auftrage der russischen Regierung zur Erforschung der Pest unternommene Reise nach Indien, um nach dieser Richtung Süßwasser-Schildkröten, -Eidechsen und -Frösche zu untersuchen. Letztere waren in dem großen Garten, welcher dem in Parel (Stadtteil von Bombay) gelegenen Pestlaboratorium angehörte, zu meiner Verfügung. Etwa 20 Frösche wurden außerdem aus dem 2—3 Kilometer von Parel entfernten Leprosorium Mathunga Leper Asylum geholt.

Während ich bei den Schildkröten nur selten Trypanosomen, bei den Eidechsen aber gar keine Parasiten vorfand, konnte ich im Gegenteil nur als seltene Ausnahme einen Frosch ohne irgend welchen Blutparasiten entdecken. Die Bombayer Frösche (Rana tigrina et limnocharis), welche ich untersuchte, waren etwa 4—6 mal so groß als unsere. Im ganzen wurden von mir 372 Frösche untersucht, unter ihnen konnte ich bloß bei 12 Individuen keine Drepanidien (Drepanidium monilis) finden, bei 27 wurden Danilewskya Krusei und bei 40 Trypanosoma entdeckt. Übrigens ist letzterer Parasit stärker verbreitet, doch da derselbe im Blut gewöhnlich in sehr geringer Anzahl cirkuliert, so ist er schwer zu konstatieren. Die Entdeckung der Trypanosomen wurde mir durch Untersuchung des Nierensaftes, in welchem dieselben nach meinen Beobachtungen viel leichter

als in dem peripherischen Blut und im Herzen zu finden sind, erleichtert; in den Nieren fand ich außerdem oft rundliche Ruheformen ohne Membrana undulans.

Außer diesen bekannten Parasiten fand ich einen solchen, der meines Wissens bisher nicht beschrieben ist. Zum erstenmal sah ich denselben am 26. Juni 1900; Ende Juni und im Juli ist er öfter und in größerer Anzahl, später seltener und in weit geringerer Menge anzutreffen, von Januar 1901 an war er wiederum öfter zu begegnen. Im Juni und Juli 1900 wurden 70 Frösche untersucht, bei den ersteren 36 wurde der Parasit 11 mal, bei den übrigen 34 6 mal entdeckt.

Im	August	untersucht	42 F.;	Parasit gefnnden	2 mal
„	September	„	34 „	„ „	2 „
„	Oktober	„	48 „	„ „	3 „
„	November	„	38 „	„ „	3 „
„	Dezember	„	41 „	„ „	3 „
„	Jan. u. Febr. 1901	„	45 „	„ „	7 „
„	März u. April 1901	„	54 „	„ „	10 „
	Im ganzen	nntersucht	372 F.;	Parasit gefunden	47 mal

Ihrer Eigenartigkeit wegen lenkte vor allem folgende Form meine Aufmerksamkeit auf sich: in den roten Blutkörperchen saß eine stark lichtbrechende, farblose Kapsel, welche das Aussehen einer dünnen Cylinderröhre hat, an welcher das eine Ende keulenförmig ausgetrieben ist. Dieser ausgetriebene Teil ist meistenteils spitzwinklig gegen den langen gebogen; derselbe ist dreimal kürzer und etwa $2^1/_2$ mal so breit als der dünne Teil, in demselben sitzt der Parasit; der längliche Teil der Kapsel ist leer und verschmälert sich etwa gegen das dem Winkel entgegengesetzte Ende. Die Enden der Kapsel sind abgerundet.

Die Länge der Kapsel übertrifft die eines Erythrocyten (Länge eines Erythrocyten ungefähr 20,0—22,0 μ), und deswegen legt sich die Kapsel innerhalb des Erythrocyten in Falten; der Kern des roten Blutkörperchens wird an die Peripherie verdrängt, er zerfällt oft in zwei Teile; das rote Blutkörperchen selber nimmt nicht selten bedeutend an Umfang zu und färbt sich schwächer als in der Norm (s. Fig. 1—4).

Wenn das rote Blutkörperchen zerfällt, so wird der Parasit frei und reckt sich gewöhnlich, wie auf dem Photogramm Nr. 5 zu sehen ist, sofort aus; der kurze Teil stellt sich rechtwinkelig zum laugen; die Länge des Parasiten in derartig ausgereckter Weise von der

Knickung bis zum zugespitzten Ende beträgt etwa 26,0—28,0 μ; die Länge des erweiterten geknickten Teiles beträgt ungefähr 8,0—10,0 μ, die Breite ungefähr 4,0—5,5 μ und die Breite des schmalen Teiles etwa 2,0—2,5 μ. Der Parasit selber sitzt in dem erweiterten geknickten Teil der Kapsel und erscheint als kleines, längliches Körperchen ähnlich einem Wurm. Mit seinem stumpfen Ende ist er zur Knickung gerichtet, das andere Ende aber ist, soweit man aus den später eintretenden Veränderungen urteilen kann, zugespitzt und anscheinlich ähnlich der Danilewskya Krusei (s. Fig. 10—12) eingebogen.

Der Parasit zeigt eine feingekörnte Struktur, ein Kern ist bei ihm, in ungefärbtem Zustande, nicht wahrzunehmen; er nimmt nicht den ganzen ausgetriebenen Teil der Kapsel ein, sondern schmiegt sich der oberen Peripherie derselben an; zwischen ihm und der nach unten vorspringenden Kapselwand befindet sich ein gewisser Raum, welcher wahrscheinlich einen Nährsubstanzvorrat von feiner faseriger Struktur mit einzelnen stark lichtbrechenden Körnchen enthält; letztere sind nur an ungefärbten Präparaten zu sehen. Wird der Parasit nach Zerfall des Erythrocyten frei, so reckt sich, wie oben gesagt, seine Kapsel aus, nach Verlauf von einigen Minuten (1—5) beginnt sich an dem Parasiten eine gewisse Bewegung bemerkbar zu machen, und darauf passiert er schnell, gleitet so zu sagen in den langen engen Teil der Kapsel hinunter, und wenn ihm kein Hindernis in Gestalt einer Kapselfalte im Wege stand, so nimmt er den ganzen langen Teil von der Knickung bis zum zugespitzten Ende ein. Trifft aber der Parasit eine Kapselfalte, so bleibt er vor derselben stehen (s. Fig. 6); falls die Knickung nicht sehr groß war, so reckt er sich nach einiger Zeit aus und füllt den ganzen engen Kapselteil; darauf perforiert er nach einigen Sekunden die Kapsel an ihrem zugespitzten Ende und tritt frei in das Blutplasma aus, wo er sofort lebhaft sich zu bewegen anfängt.

Nach Übergang in den langen leeren Kapselteil hat der Parasit folgendes Aussehen: an der Knickung der Kapsel befindet sich sein hinteres zugespitztes Ende, von diesem an schwillt der Leib des Parasiten zu dem vorderen Ende an, wo er dann wiederum abnimmt und mit einer Abrundung endet: seiner Form nach erinnert er sehr an die freie Danilewskya Krusei (s. Fig. 13). Diese Form behält er auch im Blutplasma; an dem aus seiner Kapsel ausgetretenen Parasiten, näher zu seinem vorderen Ende, läßt sich ein länglicher ovaler Kern von etwa 3,0 μ Länge und 1,5—1,8 μ Breite erkennen. Der Parasit bewegt sich mit seinem stumpfen Ende voran. Seine

Bewegungen erinnern an die einer Schlange; dieselben sind weit langsamer, als die Bewegungen der Drepanidien. Er beugt sich oft bogenförmig zusammen oder bildet sogar einen vollen Kreis; das Eindringen dieser Parasiten in Erythrocyten habe ich nicht zu Auge bekommen. Nach einigen Minuten werden die Bewegungen des Parasiten langsamer und sistieren ganz; danach wird der Parasit allmählich glasig und löst sich im Blutplasma auf.

Ein rotes Blutkörperchen enthielt mitunter zwei derartige Parasiten, es wurde auch gleichzeitig eine Infektion mit diesem und einem Drepanidium beobachtet (s. Fig. 1). An 20 Minuten in absolutem Alkohol fixierten und nach meiner Modifikation der Romanowski-Ruge'schen [1]) Methode gefärbten Präparaten färbte sich der Kern des Parasiten intensiv rötlich-violett, das Protoplasma blau; die Kapsel nahm eine rötlich-violette Färbung an.

Als Übergangsform des Parasiten von der geschilderten zu der nichtinkapsulierten erscheint folgende: bei allen Fröschen konnte man gleichzeitig mit den geschilderten Formen in verschiedener Anzahl, öfters in geringer, mitunter in ungeheurer Menge, Parasiten finden, welche in eine stark lichtbrechende, den Erythrocytenkern nach Art des Halteridium umgebende Kapsel eingehüllt waren (cf. Textfigur); übrigens war die Parasitenkapsel bisweilen mit ihrer Konvexfläche zu dem Kern gewendet. Diese in ihrem mittleren Teil cylinderförmige Kapsel ist 18,0—19,0 μ lang und im mittleren Teil 2,0—2,25 μ breit; die eingebogenen Enden sind abgerundet, das eine ein wenig zugespitzt, das andere ausgetrieben, die Differenz in der Konfiguration ist weit deutlicher an frischen Präparaten ausgesprochen, in letzteren erinnert das ausgetriebene Ende sehr das ausgetriebene Kapselende

[1]) Die Präparate werden 20 Minuten in absolutem Alkohol fixiert, in einer im Wasserbad bis zu 55—60° erhitzten und etwa 10 Minuten zur Abkühlung stehen gelassenen Porzellanschale mit folgendem Farbengemisch gefärbt:

Nr. 1. $^1/_2$ %ige wässerige Lösung von Methylenblau med. pur. Höchst.

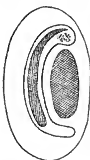
Nr. 2. Methylenblau med. pur. Höcht 1,0, Na_2CO_3 0,3, Aq. destill. 100,0. Diese Farbe wird im Wasserbad bei 100° durch 3 Stunden erhitzt, filtriert und zur Hälfte mit Wasser verdünnt.

Nr. 3. $^1/_{20}$ %ige wässerige Lösung von Eosin extra BA. Höchst (aus $^1/_2$ %iger wässeriger Lösung zubereitet).

Farbe Nr. 1 1,5 ccm, F. Nr. 2 0,5 ccm, F. Nr. 3 5,0 ccm werden gründlich durchgemischt.

Das gefärbte Präparat wird mit Fließpapier getrocknet und auf einige Sekunden in folgendes Gemisch gebracht: Farbe Nr. 1 10,0 ccm, Aq. destill. 200,0, Ac. acetic. glac. 0,25, danach mit Wasser, schnell mit absolutem Alkohol und wiederum mit Wasser abgespült und mit Fließpapier getrocknet.

des oben geschilderten Parasiten, in demselben läßt sich eine zarte retikuläre Struktur und stark lichtbrechende Körnchen beobachten und daselbst sitzt das zugespitzte Ende des Parasiten, welcher mit seinem stumpfen breiten Ende bis an die Biegungsstelle des zugespitzten Kapselendes reicht. Der Parasit besitzt eine feingekörnte Struktur; ein Kern ist in demselben, wenn er in der Kapsel sitzt, in ungefärbtem Zustande nicht zu sehen. Was Form anbelangt, unterscheidet sich derselbe keineswegs von dem geschilderten freien Parasiten, nur ist er ein wenig kürzer. Wenn das rote Blutkörperchen zerfällt, so reißt der Parasit nach kurzer Zeit das zugespitzte Kapselende durch und beginnt sich, wie oben geschildert, zu bewegen. Gegen Farben verhält er sich ebenso, wie der erstere.



Ich bin der Ansicht, daß auf dem Wege eines weiteren Wuchses dieser Kapsel, einer Zusammenziehung des Parasiten gegen das erweiterte Ende derselben und nach stärkerer Biegung des erweiterten Endes vollständig reife Formen, von denen wir bei unserer Schilderung ausgingen, entstehen.

Was die nicht inkapsulierten Parasitenformen anbelangt, so begegnete man bei jedem Frosch zugleich mit dem geschilderten Parasiten stets in sehr geringer Anzahl solchen Formen, welche ihrem Äußeren nach von Danilewskya Krusei nicht zu unterscheiden waren, nur konnte ich niemals in denselben eine Anhäufung von Chromatin, welches bei Danilewskya Krusei bisweilen in großer Menge sich vorfindet, außerhalb des Kernes wahrnehmen.

Außerdem wurden ebenfalls in sehr geringer Anzahl den Danilewskya Krusei ähnliche Parasiten ohne Kapseln beobachtet, welche den Erythrocytenkern an einer seiner langen Seiten, ein wenig um die Pole einbiegend, dicht einschlossen; ihr Protoplasma färbte sich nach der modifizierten Methode von Romanowski-Ruge mit Methylenblau sehr schwach, während der Kern eine intensive rötlich-violette Färbung annahm; war die Differenzierung des Präparates eine unvollständige, so war der Kern des Parasiten, welcher dem mit ihm gleich gefärbten Erythrocytenkern dicht anlag, schwer zu unterscheiden; wenn jedoch die Differenzierung des Präparates in größerem Zeitraum geschah, so wurde der Erythrocytenkern blau, während der Parasitenkern die rötlich-violette Färbung festhielt, und dann war letzterer von dem Erythrocytenkern leicht zu unterscheiden.

Letztere Formen traf ich ausschließlich bei denjenigen Fröschen, welche inkapsulierte Parasiten von beiden geschilderten Formen enthielten. Es ist möglich, daß dieselben die jüngsten Entwicklungsstadien des Parasiten unter den im cirkulierenden Blute vorkommenden darstellen; als folgendes Stadium erscheint ein Parasit, welcher im Erythrocyten analog der Danilewskya Krusei — zwischen dem Kern und der Peripherie des roten Blutkörperchens seinen Platz nimmt, wobei der Erythrocytenkern gewöhnlich zur Seite geschoben wird und der Erythrocyt selber hypertrophiert ist; diese Parasiten inkapsulieren sich wahrscheinlich in den inneren Organen und gehen von dort ins Blut über.

Bei der exaktesten Untersuchung der Leber, Milz, Lungen und des Knochenmarkes vermochte ich keine anderweitigen Formen, außer den geschilderten, zu finden; den Entwicklungsgang der Parasiten konnte ich nicht verfolgen.

Der geschilderte Parasit gehört seiner Struktur, Form und seinen Bewegungen nach zu den Hämogregarinen und steht der Danilewskya Krusei Labbé, s. Drepanidium magnum, s. Haemogregarina magna Grassi et Feletti sehr nahe.

Versuche, Frösche mit dem die geschilderten Parasiten enthaltenden Blute anderer, durch Einspritzung eines großen Blutquantums in den dorsalen Lymphsack, zu infizieren, blieben erfolglos.

Erklärung der mikrophotographischen Tafel.

Tafel VIII.

(Alle Vergrößerungen 1000fach.)

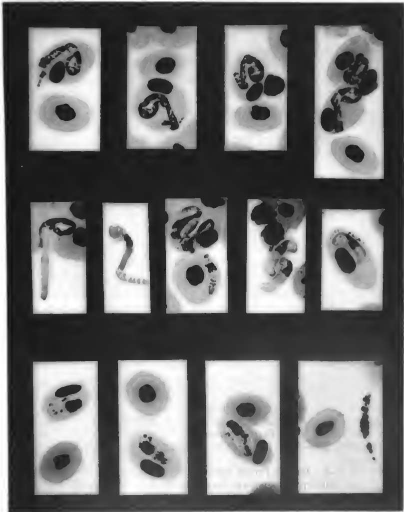
Nr. 1—4. Endoglobuläre Parasitenformen; in dem ausgetriebenen Kapselteil sitzt der Parasit, sein Kern ist intensiv gefärbt; Nr. 1 veranschaulicht das Eindringen eines Drepanidium monilis in ein rotes Blutkörperchen.

Nr. 4 u. 5. Freie Parasitenformen; in Nr. 4 sitzt der Parasit in dem ausgetriebenen Kapselteil, in Nr. 5 im cylinderförmigen engen Teil bis an seine Knickung.

Nr. 6—8. Jüngere Formen inkapsulierter Parasiten; in Nr. 6 und 7 enthält das rothe Blutkörperchen je zwei Parasiten; an allen Parasiten sieht man Kerne; in Nr. 8 enthält der untere Erythrocyt Drepanidium monilis.

Nr. 9—12. Endoglobuläre Formen der Danilewskya Krusei.

Nr. 13. Freie Formen der Danilewskya Krusei.



Photogr. N. Berestneff. Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polycaryum.

Von

Dr. **W. Stempell,** Privatdozent in Greifswald.

(Hierzu Tafel IX.)

Einleitung.

Vor einiger Zeit (1901 u. 1902 b)[1]) veröffentlichte ich einige Notizen über ein von mir in Branchipus grubei Dyb. gefundenes, bisher unbekanntes Protozoon, das ich Polycaryum branchipodianum nannte. Es ist mir nunmehr gelungen, in Daphnia longispina O. F. Müller ein zweites, offenbar zu derselben Gattung gehöriges, parasitäres Protozoon aufzufinden, dessen nähere Untersuchung gleichzeitig einige Aufschlüsse über die Entwicklung und systematische Stellung dieser Gattung gab. Leider stand mir nur spärliches Material und auch das größtenteils nur in konserviertem Zustande zur Verfügung, so daß ich nicht im stande war, die ganze Entwicklungsgeschichte der Parasiten einwandsfrei aufzuklären, doch möchte ich mit der Veröffentlichung der gefundenen Einzelheiten nicht länger zögern, zumal es sehr zweifelhaft ist, ob ich noch einmal in den Besitz besseren Materials gelangen werde. Der Schilderung dieser neuen Art, welche ich Polycaryum laeve nenne, füge ich einige weitere kleine Beobachtungen über P. branchipodianum bei.

---

[1]) Die Zahlen verweisen auf das chronologisch geordnete Litteraturverzeichnis.

Polycaryum laeve n. sp.

1. Allgemeines.

Die mit den Parasiten behafteten Daphnien wurden von Herrn Prof. Dr. G. W. Müller und Herrn stud. zool. A. Thienemann in dem sog. Gerlachsteich bei Reinhardsbrunn (Thüringer Wald) am 1. und 8. September 1902 gesammelt. Beiden Herren spreche ich für die freundliche Überlassung des Materials meinen verbindlichsten Dank aus.

Die infizierten Tiere erschienen im frischen Zustande auffallend undurchsichtig, und bei mikroskopischer Untersuchung ergab sich, daß sie meistens recht zahlreiche Exemplare eines Parasiten beherbergten, der auf den ersten Blick sehr stark an P. branchipodianum erinnerte. Die vorliegenden Parasiten waren linsenförmig, zeigten im Innern ihres Protoplasmas denselben charakteristischen Öltropfenhaufen wie P. branchipodianum und waren größtenteils von einer dicken Cyste umgeben. Bei näherem Zusehen ergaben sich indessen trotz der Übereinstimmung in den wesentlichsten Eigenschaften einige durchgreifende Unterschiede zwischen beiden Formen: erstens waren die vorliegenden Parasiten sämtlich etwas kleiner als die Branchipusparasiten, und zweitens fehlte ihren Cysten jede Spur der für P. branchipodianum so charakteristischen Skulptur. Da die Annahme, daß nur Jugendstadien von P. branchipodianum vorliegen, schon durch die bedeutende Dicke der Cysten ausgeschlossen ist, so betrachte ich die Daphnienparasiten als Vertreter einer neuen Art, welche allerdings mit den Branchipusparasiten zusammen in der Gattung Polycaryum unterzubringen ist. Wegen des Fehlens jeder Cystenskulptur nenne ich die neue Art Polycaryum laeve.

Wie schon bemerkt, habe ich nur wenige Exemplare frisch untersuchen können, die meisten Feststellungen mußten vielmehr an konserviertem Material vorgenommen werden. Die Konservierungs- und Untersuchungsmethoden waren im wesentlichen dieselben, die ich in meiner Arbeit über Thélohania mülleri angegeben habe (1902a p. 236—241). Bei Deckglas-Ausstrichpräparaten, die fixiert werden sollen, ist es vorteilhaft, der die Parasiten enthaltenden Körperflüssigkeit der Daphnien etwas Glycerineiweiß (Mayer) zuzusetzen, da sich anderenfalls wegen mangelhafter Gerinnungsfähigkeit der Flüssigkeit beim Fixieren mit heißem Sublimatalkohol zahlreiche Parasiten vom Deckglas loslösen. Leider finden bei dieser

sonst vorzüglichen Konservierungsmethode starke Schrumpfungen der Parasiten statt, welche sich bei dünnschaligen Formen in einer Faltung, bei dickschaligen in einer einseitigen Eindrückung der Cyste äußern. Letztere Veränderung läßt alle dickschaligen Formen statt linsenförmig napfförmig erscheinen.[1] Ähnliche Deformationen mögen auch unter Umständen schon bei einfacher Überführung der Parasiten in Wasser eintreten; wenigstens teilt mir Herr Thienemann mit, daß die von ihm frisch untersuchten Parasiten eine napfförmige Gestalt besessen hätten. In Wirklichkeit haben aber die Parasiten im frischen Zustande sicher eine linsenförmige, beiderseits konvexe Gestalt, wie sie sämtliche in Formol konservierte Exemplare tadellos bewahrt haben. Erst beim Entwässern und Überführen in Kanadabalsam oder Glyceringelatine tritt auch hier bei dickschaligen Formen die einseitige Einbuchtung auf. Daß die linsenförmige Gestalt der in Formol konservierten Exemplare nicht etwa auf einer durch das Konservierungsmittel bewirkten Aufquellung beruht, sondern dem ursprünglichen Verhalten des lebenden Materials entspricht, geht übrigens auch unzweifelhaft aus den von Herrn Thienemann mit Eiweißzusatz hergestellten Ausstrichpräparaten hervor; man sieht nämlich an den auf der Kante liegenden Parasiten deutlich, wie sich die Cystenhülle auf der ausgebuchteten Seite von dem geronnenen Eiweiß zurückgezogen hat, wobei das letztere die ursprünglichen Konturen des Parasiten getreulich bewahrte.

Die Feststellung der feineren Einzelheiten geschah unter alleiniger Benutzung der Zeiss'schen Apochromat-Ölimmersion 2 mm, Apert. 1,30, mit den Kompensationsokularen einmal an dem auch in dieser Hinsicht tadellos konserviertem Formolmaterial mit Wasserzusatz, und ferner an gefärbtem, in Kanadabalsam eingeschlossenem Material, das mit Formol oder heißem Sublimatalkohol konserviert war. Zur Färbung eignet sich am meisten das auch bei meiner Thélohonia-Arbeit von mir benutzte verdünnte Delafield'sche Hämatoxylin bei mehrtägiger Einwirkung und mit nachfolgender ausgiebiger Differenzierung durch Salzsäurealkohol. Empfehlenswert ist eine Nachbehandlung mit Ammoniakalkohol. Ähnlich wie bei P. branchipodianum macht auch bei dieser Form die Darstellung der Kerne aller Stadien große Schwierigkeiten; selbst bei gelungener Färbung sind diese Kerne nur selten ohne weiteres zu sehen, aber bei genügender Aufmerksamkeit und größerer Vertrautheit mit dem

[1] Dasselbe beobachtet man auch bei der Konservierung dickschaliger Formen von P. branchipodianum.

Objekt entdeckt man sie schließlich in fast allen Fällen, ja sogar zuweilen an den in Formol konservierten, ungefärbten Exemplaren (cf. Fig. 10—12).

Natürlich habe ich auch Schnitte durch die infizierten Daphnien hergestellt nnd untersncht. Es ergiebt sich daraus, daß hier ebenso wie bei den mit P. branchipodianum besetzten Branchipus der ganze Körper des Wirtes mit Ausnahme des Darmes von den Parasiten erfüllt ist, welche in den von Blntflüssigkeit erfüllten Spaltränmen der verschiedensten Organe liegen.

2. Beschreibung der einzelnen Formen.

Ich wende mich nnnmehr der Beschreibnng der verschiedenen von mir gesehenen Formen des Parasiten zu, welche ebenso vielen Entwicklungsstadien entsprechen. Da mir für den größten Teil der Untersuchung leider nur konserviertes Material zur Verfügung stand, so kann ich natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß die in nachfolgendem angegebene Gruppiernng der verschiedenen Formen die richtige ist, doch hoffe ich, daß wenigstens keine großen Irrtümer mit untergelaufen sind.

Stadium I. Die jüngsten Stadien, welche ich stets nur in wenigen Exemplaren in schwach infizierten Daphnien gefunden habe, sind etwa 9 μ groß und stellen unregelmäßig konturierte Körper dar. Sie besitzen ein hyalines, ziemlich homogenes Protoplasma und doknmentieren ihre Zugehörigkeit zu nnseren Parasiten bereits deutlich durch den Besitz eines großen centralen, stark lichtbrechenden Fetttropfens, dem sich zuweilen mehrere kleinere zngesellen (Fig. 2 u. 3). Da diese Öltropfen bei Behandlung mit Alkohol ebenso wie die entsprechenden Einschlüsse von P. branchipodiannm ihren stark lichtbrechenden Inhalt verlieren, so ist es schwer, das kleine, überdies sehr seltene Stadium I in gefärbten Präparaten mit Sicherheit wieder zu finden, resp. es von ähnlichen Zellen des Wirtskörpers zu nnterscheiden, und ich vermag daher auch keine sicheren Angaben darüber zn machen, ob dieses Stadium einkernig oder bereits mehrkernig ist.

Das vermutlich darauf folgende ca. 12—20 μ große Stadium II, das ich ebenfalls nur selten gefnnden habe, zeigt außer dem centralen Fetttropfen in dem vakuolären Protoplasma seines unregelmäßig konturierten Körpers zahlreiche, gleich große Kugeln, die zwar stärker lichtbrechend sind als das Protoplasma, aber doch nicht die Lichtbrechung des centralen Öltropfens erreichen (Fig. 4). Sie sind anch

in der That keine Öltropfen, denn sie schwärzen sich nicht wie diese bei Bebandlung mit Osmiumsäure uud verlieren auch nicht durch Behandlung mit Alkohol ihren stark lichtbrechenden Inhalt; vielmehr bleibt ihr Inhalt auch nach Alkoholbehandlung scheinbar unverändert erhalten und färbt sich stark mit Hämatoxylin (Fig. 5). Wenn sie eigentlich auch nicht das typiscbe Aussehen von Kernen haben, so ist es dennoch nicht ganz ausgeschlossen, daß sie die auf diesem Stadium vielleicht nocb homogenen Kerne der Parasiten darstellen, docb möchte ich diese Frage nicht mit Sicherheit entscheiden, da die zahlreichen Kugeln sehr gut die wirklicben Kerne verdecken könnten.

Der schon auf diesem Stadium an einzelnen Stellen hervortretende vakuoläre Ban des Protoplasmas ist viel deutlicher bei der nächsten von mir beobachteten Form, Stadium III, zu konstatieren. Dasselbe unterscheidet sich von dem vorhergehenden Stadium im wesentlichen nur durch seine etwas bedeutendere Größe — es wird ca. 29 μ groß — und durch das Fehlen der färbbaren Kugeln, besitzt aber im übrigen dieselbe nuregelmäßige Gestalt (Fig. 6). Ebenso wie die Stadien I und II kommt es nur sehr selten zur Beobachtung, und ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Kernverhältnisse mit Sicherheit aufzuklären, doch dürften dieselben hier wohl im wesentlichen dieselben sein wie bei dem ja sehr äbulichen nächstfolgenden Stadium.

Dieses Stadium IV, bei dem ebenso wie bei dem entsprechenden Stadium von P. brancbipodianum (cf. Fig. 2 u. 5 meiner Arbeit darüber, 1902b) unter Umständen das Vorhandensein zahlreicher Kerne nachweisbar ist, unterscheidet sich von Stadium III zunächst durch seine meist bedeutendere Größe, die bäufig schon die der erwachsenen Formen erreicht (Fig. 7). Außerdem erscheint dieses Stadium viel schärfer konturiert als das vorhergehende, was darauf schließen läßt, daß sich auf der Oberfläche seines Körpers bereits eine, wenn auch noch dünne Hülle gebildet hat (cf. Fig. 7). Damit bängt wohl zusammen, daß die Parasiten auf diesem Stadium anscheinend schon ihre definitive Gestalt erhalten. In den meisten Fällen ist dieselbe gerade wie bei P. branchipodianum linsenförmig mit ovalem Querschnitt, doch kommen auch mannigfach abweicbende, wobl auf Mißbildung beruheude Formen vor, welche tiefe, oft ungleichmäßig verteilte Einkerbungen der schmalen Kante zeigen. Im Centrum des Protoplasmakörpers findet man die für die Polycaryumarten so charakteristische Ansammlung einzelner oder zahlreicher, verschieden großer, stark lichtbrechender Öltropfen, deren

Fettnatur sich am vorliegenden Objekt ebenso wie bei P. branchipodianum darin dokumentiert, daß sich die Tropfen bei Behandlung mit Osmiumsäure braun bis schwarz färben (cf. Fig. 8). Durch Alkohol werden sie extrahiert, und es bleiben nur die von der ölartigen Substanz erfüllten Räume im Protoplasma übrig. Letzteres hat nur in der Umgebung des Öltropfenhaufens ein granuliertes Aussehen, während eine breite Randzone viel durchsichtiger ist und Spuren des grob alveolären Baues aufweist, den auf Stadium III das gesamte Protoplasma besitzt (Fig. 7).

Das folgende Stadium V (Fig. 8 u. 9) unterscheidet sich von dem eben beschriebenen nur durch den Besitz einer anfangs dünnen, später ziemlich dicken, geschichteten Cyste, welche außen überall glatt ist und, wie schon bemerkt, nicht die charakteristische Skulptur der Cyste von P. branchipodianum aufweist. Sie schmiegt sich überall innig dem Protoplasmakörper an. Letzterer läßt besonders deutlich bei jüngeren Formen und nach Behandlung mit Osmiumsäure zuweilen eine Einlagerung von stark lichtbrechenden, kugel- und stäbchenförmigen Körpern erkennen (Fig. 8), die vielleicht nichts anderes als im Protoplasma verteilte Fetttropfen sind, da sie sich mit Osmiumsäure deutlich braun färben. Mit einem Stadium, welches im wesentlichen genau ebenso gebaut ist wie das vorliegende, scheint bei P. branchipodianum die Entwicklung der Parasiten im Körper des Branchipus abzuschließen; die vorliegenden Daphnienparasiten machen indessen in den Wirtstieren noch eine Reihe weiterer Veränderungen durch.

An der nächsten, sehr häufig von mir in den Wirtstieren gefundenen Form, Stadium VI (Fig. 11—12), bemerkt man, daß die Cyste noch dicker geworden ist, und daß die ursprünglich im Centrum versammelten Öltropfen sich unter gleichzeitiger Verringerung ihrer Volumina überall im Protoplasma verteilt haben. Ferner ist die hellere Randzone des Protoplasmas verschwunden, und das letztere hat ein gleichmäßig dunkles, fein körniges Aussehen angenommen. Verhältnismäßig deutlich sind auf diesem Stadium schon an ungefärbtem Material die zahlreichen Kerne zu sehen (cf. Fig. 10—12). Dieselben lassen ebenso wie die Kerne der encystierten Stadien von P. branchipodianum ein deutliches Kerngerüst mit sehr fein darin verteilten Chromatinbrocken erkennen. Eine Kernmembran ist auch an gefärbten Präparaten nicht nachzuweisen, doch erscheinen hier die Kerne von je einem hellen Hof umgeben (Fig. 14). Die Kerne sind, wie man ebenfalls an gefärbten Präparaten konstatieren kann, in fortwährender, wenn auch wohl nicht sehr lebhafter Vermehrung begriffen,

und zwar verlaufen die Kernteilungen in Form von modifizierten Karyokinesen. Die auseinander weichenden Chromatinhaufen liegen im Innern eines schwach färbbaren, sich hantelförmig einschnürenden, scharf gegen den hellen Kernhof abgegrenzten und wohl als Kernmembran aufzufassenden Gebildes (Fig. 14), so daß es den Anschein hat, als ob hier bei der Kernteilung eine Art Kernmembran gebildet werde, wie dies in ähnlicher Weise nach SCHAUDINN (1900, p. 229, Fig. 7 u. 31) bei der Kernteilung der Schizonten von Coccidium Schubergi der Fall ist. Weitere Einzelheiten des Kernteilungsvorganges waren bei der Kleinheit des Objektes nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Was die Gestalt des vorliegenden Stadiums anbelangt, so wird dieselbe augenscheinlich durch die Form bestimmt, welche das betreffende Individuum angenommen hatte, als es sich zuerst mit einer Cyste umgab. Wie wir schon bei Besprechung des Stadiums IV gesehen haben, ist diese Form im typischen Falle die einer Linse mit ovalem Querschnitt (vgl. die optischen Durchschnittsbilder der Fig. 10 und 11: erstere stellt einen optischen Schnitt parallel der Breitseite der Linse, letztere einen solchen senkrecht zur Breitseite der Linse dar). Nur in Ausnahmefällen, wo der Parasit, während er sich encystierte, aus diesem oder jenem Grunde eine etwas abweichende Gestalt annehmen mußte, behält er diese auch nach der Encystierung bei und überträgt sie auf die sich seinem Protoplasmakörper überall innig anschmiegende Cyste; so finden sich zuweilen dreilappige Formen, wie die in Fig. 12 abgebildete, aber zuweilen auch noch viel unregelmäßiger gestaltete. Die Größe der Formen des Stadiums VI, die als erwachsene Parasiten gelten können, beträgt im allgemeinen 36—46 μ in der Breite und 25—32 μ in der Dicke, doch kommen auch in vereinzelten Fällen erheblich kleinere Formen vor, die nur 25,2 μ in der Breite und 17,5 μ in der Dicke messen. Man ersieht aus diesen Angaben, daß die vorliegenden Parasiten im ganzen etwas kleiner sind als die Branchipusparasiten, welche eine Breite von 61 μ und eine Dicke von 33 μ erreichen können.

Nicht immer sind übrigens selbst in ein und demselben Wirt die anscheinend älteren Entwicklungsstadien ebenso groß oder größer als die jüngeren. In mehreren Fällen, wo einige wenige Parasiten der Stadien IV und V mit sehr zahlreichen Exemplaren des Stadiums VI zusammen in demselben Wirtstier vorkamen, habe ich sogar beobachtet, daß die ersteren im allgemeinen größer waren als die letzteren. Diese auffallende Thatsache ist vielleicht so zu erklären, daß die vorgeschritteneren, aber kleineren Stadien sich zwar an günstigen Stellen

des Wirtskörpers, aber hier in solchen Mengen entwickelten, daß sie sich gegenseitig in ihrem Wachstum hinderten, während die zurückgebliebenen, aber größeren Exemplare sich an Körperstellen des Wirtes entwickelten, welche zwar für die Ernährung der Parasiten an sich ungünstiger waren, die aber wegen ihrer schwachen Besetzung mit Parasiten diesen ein ausgiebigeres Wachstum ermöglichten. Auch der Fall ist nicht ausgeschlossen, daß die verschiedenen Stadien von verschiedenen Infektionen herrühren und von vornherein verschieden günstige Bedingungen vorfanden.

Mit der Erreichung des Stadiums VI ist die Umwandlung der Parasiten im Körper der Daphnien noch nicht vollendet. Häufig findet man Formen, die ich als Stadium VII bezeichnen will, bei denen die schon in Stadium VI begonnene Verteilung der Öltropfen im Protoplasma noch viel weiter vorgeschritten ist. Diese Formen, bei denen auch die Cyste ihre größte Dicke von ca. 2,4 μ erreicht, zeigen überhaupt keine größeren Öltropfen mehr, und ihr gesamtes Protoplasma erscheint — offenbar infolge Einlagerung zahlreicher kleiner Öltropfen — grobkörnig, so daß ohne Färbung keine Einzelheiten, wie Kerne mehr erkennbar sind (Fig. 13). Bei allen von mir untersuchten, in Formol konservierten Exemplaren dieses Stadiums hatte sich der Protoplasmakörper etwas von der Cyste zurückgezogen (Fig. 13). Da dies bei den unmittelbar daneben liegenden Exemplaren des Stadiums VI niemals der Fall war, so glaube ich nicht, daß es sich dabei um ein Kunstprodukt handelt. Mit Hämatoxylin färbt sich das Protoplasma dieses und des vorhergehenden Stadiums sehr intensiv, und beim Ausziehen der Farbe mittels Salzsäurealkohols halten kleine im Protoplasma gelegene Körnchen die Farbe so hartnäckig fest, daß der Nachweis der Kerne sehr erschwert, wenn auch nicht unmöglich gemacht wird.

Daß die Reihenfolge, in der ich die verschiedenen Formen besprochen habe, im wesentlichen dem natürlichen Entwicklungsgang entspricht, dafür zeugt — abgesehen von dem Habitus, der verschiedenen Cystendicke der einzelnen Formen u. a. — die Thatsache, daß häufig, wenn auch nicht immer, nur Angehörige benachbarter Stadien in einem und demselben Wirt gefunden werden. So fand ich in manchen Daphnien nur Angehörige der Stadien III, IV und V, in anderen zahlreiche Parasiten des Stadium VI und darunter vereinzelte Vertreter der Stadien IV, V und VII; wieder in anderen Wirten überwogen Formen des Stadiums VII und Formen anderer Stadien kamen nur ganz vereinzelt vor. Die Stadien I und II fanden sich, wie schon erwähnt, immer nur in schwach infizierten,

wenige andere Stadien enthaltenden Tieren, so daß die Annahme nahe liegt, diese Formen könnten sich selbständig innerhalb der Wirte vermehren. —

Sporulationsformen. Mit den bisher aufgeführten Stadien ist nun die Reihe der Formen, in denen mir die Daphnienparasiten entgegengetreten sind, noch nicht erschöpft. In fünf Daphnien, welche sämtlich am 1. September 1902 gefangen worden waren und zahlreiche Parasiten der letzten Stadien enthielten, fanden sich mitten zwischen denselben gar nicht so selten Cysten, deren protoplasmatischer Inhalt mehr oder minder vollkommen in zahlreiche Sporen zerfallen war (Fig. 15—18). Diese Sporulationsstadien haben dieselbe Größe und äußere Form wie die bisher beschriebenen Formen, und ihre Einordnung in den Zeugungskreis von P. laeve würde auch in der That keine Schwierigkeiten bereiten, wenn nicht ihre Cysten in den meisten Fällen auffallenderweise erheblich dünner wären als diejenigen der Stadien VI und VII (vgl. Fig. 10—14 mit Fig. 15—18). Dazu kommt noch als weitere Eigentümlichkeit der mit reifen Sporen erfüllten Formen, daß ihre Cystenwand auf der Mitte der einen Breitseite in einen — vielleicht durch Ausstülpung der hier geplatzten Cystenwand entstandenen — hohlen Fortsatz ausgezogen ist, der an seinem Ende eine ca. 10 μ weite Öffnung trägt (Fig. 18), eine Einrichtung, die offenbar zur Entleerung der Sporen dient. Der Inhalt der Sporencysten selbst läßt sich leicht untersuchen, da das Vorhandensein der Cystenöffnung eine gute Kerndifferenzierung durch Salzsäurealkohol ermöglicht. Auch die sonst beim Entwässern beobachtete einseitige Eindrückung der Cyste tritt bei diesen Formen niemals ein. Im einzelnen kann man nach der Beschaffenheit des Cysteninhaltes verschiedene Entwicklungsstadien unterscheiden. Einmal findet man Formen, deren Inhalt sich von dem des dickschaligen Stadiums VII im wesentlichen nur durch den größeren Reichtum an Kernen unterscheidet, welche hier aus lose zusammengehäuften Chromatinbrocken bestehen (Fig. 16). Ein bei dieser Form noch undeutlicher Zerfall des Protoplasmas in ebenso viele kugelige Teilstücke, als Kerne vorhanden sind, tritt bei einem anderen Stadium bereits deutlich hervor (Fig. 15). Wieder in anderen Fällen endlich sehen wir diese zahlreichen, ursprünglich kugeligen Teilstücke in kleine langgestreckte, einkernige, nackte Sporen umgewandelt (Fig. 17 u. 18). Dieselben sind ca. 8 μ lang und an der dicksten Stelle 2 μ dick; sie scheinen immer am einen Ende zugespitzt, am anderen abgerundet zu sein (Fig. 19). In der Nähe des spitzen Endes liegt der wohl membranlose Kern, unter dessen Chromatinteilchen

häufig zwei durch besondere Größe hervorragen (Fig. 19). Vermutlich besitzen diese Sporen im Leben eine große Beweglichkeit, wie aus den mannigfachen Stellungen hervorgeht, die sie am konservierten Objekt einnehmen. Ein Restkörper scheint bei der Sporulation nicht gebildet zu werden; wenigstens habe ich nichts derartiges auffinden können. An der Zugehörigkeit der Sporulationsformen zum Zeugungskreis von Polycaryum laeve dürfte an sich kaum zu zweifeln sein, da die encystierten Stadien des letzteren und die ersteren von gleicher Größe sind, häufig zusammen vorkommen und durch Übergangsformen verbunden sind (cf. z. B. die Fig. 14 u. 16). An welcher Stelle des Zeugungskreises aber die Sporulationscysten einzureihen sind, kann nicht mit unbedingter Sicherheit gesagt werden. Gegen die Annahme, daß sie auf Stadium VII folgen, spricht die Thatsache, daß ihre Cysten im allgemeinen dünner sind als diejenigen des Stadiums VII — sie erreichen nur selten eine Dicke von ca. 2 μ, sind aber meistens dünner —, dafür die Erwägung, daß die im Stadium VII zu beobachtende, gleichmäßige Verteilung des Fettreservematerials wie die Vorbereitung zu einem Sporulationsprozeß aussieht.

Diese Fragen werden noch erheblich kompliziert durch den Umstand, daß sich in manchen Daphnien nicht nur abnorm kleine (s. o.), sondern auch abnorm dünnschalige Parasiten finden (cf. z. B. die in Fig. 20 abgebildete, nur ca. 28 μ große Form, welche etwa dem Stadium VI entspricht).[1] Besonderes Interesse beansprucht ein Einzelfall, in dem die sämtlichen Parasiten eines am 1. September gefangenen Wirtes außer abnormer Kleinheit und Dünnschaligkeit noch Eigentümlichkeiten des Sporulationsprozesses zeigen (Fig. 21—27). Manche dieser Formen gleichen, abgesehen von der Dünnschaligkeit, im wesentlichen den normalen Parasiten (cf. Fig. 14 u. 21), nur scheint ihnen, soweit sich das in einem gefärbten Kanadabalsampräparat feststellen läßt, jede Spur von Fetttropfen zu fehlen. Die anscheinend ebenfalls membranlosen Kerne sind in lebhafter Vermehrung begriffen, und zwar verläuft die Kernteilung nach einem sehr ähnlichen Modus wie bei den dickschaligen Formen (Fig. 22). Man kann die Bilder, welche dabei entstehen, sowohl als Ausdruck

[1] Im einzelnen ist es allerdings sehr schwer zu entscheiden, ob die größere Dünnschaligkeit dieser kleineren Formen eine absolute oder nur eine relative ist, da sich sehr dünne Cystendicken nicht mit genügender Genauigkeit messen lassen, und man überdies nie weiß, ob die untersuchte Zwergform genau dasselbe Alter hat wie eine große, dickschalige Form, mit deren Cystendicke man die jener vergleicht.

einer stark modifizierten Karyokinese wie einer direkten Kernteilung mit polarer Anhäufung der Chromatinmassen auffassen, wie sie SCHAUDINN (1894) bei Amoeba crystalligera GRUBER beobachtet hat. Vorgeschrittene Kernteilungsfiguren erscheinen jedenfalls hantelförmig und zeigen sehr kleine, intensiv färbbare Tochterkerne (Fig. 23), woraus zu schließen ist, daß zuletzt eine Konzentration des Chromatins stattfindet. Darauf deutet auch das Aussehen der sehr kleinen, von je einem hellen Hofe umgebenen Kerne sämtlicher Sporulationsstadien hin (Fig. 24—26). Bei der Sporulation findet verhältnismäßig frühzeitig eine Teilung des Protoplasmas statt (Fig. 24 u. 25), und diese Teilung führt schließlich zur Bildung sehr kleiner Sporen (Fig. 26). Da diese Formen nur in einem einzigen von Herrn THIENEMANN hergestellten Ausstrichpräparat vorhanden waren, so ist es mir nicht gelungen, noch weitere Stadien aufzufinden, die etwa den in Fig. 17 u. 18 dargestellten Stadien der großen Parasiten entsprächen. Die äußere Form der vorliegenden Parasiten ist jedenfalls dieselbe wie diejenige der normalen, großen Sporulationscysten; sie ist linsenförmig mit ovalem Querschnitt, und in der Mitte der einen Seite ist die ziemlich dünne Cyste[1]) zu einem am Ende offenen Fortsatz ausgezogen (Fig. 27). Der Breitendurchmesser schwankt zwischen 26 und 36 μ, der Dickendurchmesser beträgt etwa 20—22 μ. Da die Cysten sehr dünn sind, so erscheinen sie ebenso wie die Oberfläche des Protoplasmakörpers im Kanadabalsampräparat etwas gefaltet, niemals aber einseitig eingedrückt wie die Cysten der dickschaligen Formen. Die Kerndifferenzierung gelingt ebenso leicht wie bei den großen Sporulationsformen. Wie sind nun diese aberranten Formen zu deuten? Gehören sie überhaupt zum Zeugungskreis von P. laeve oder stellen sie eine andere Art dar? Im ersteren, wohl nicht ganz ausgeschlossenen Falle könnte man auf den Gedanken kommen, daß sie dünnschalige Sommerformen oder auch Hungerformen sind. Eine endgültige Antwort läßt sich leider zur Zeit noch nicht geben. Nur eins möchte ich noch hervorheben. Aus den unten mitgeteilten Versuchen mit den Cysten von P. branchipodianum scheint mit einiger Sicherheit hervorzugehen, daß bei dieser Form die großen Cysten mit ungeteiltem Protoplasmainhalt überwintern. Sollte es nicht bei P. laeve ebenso sein? Wir hätten dann etwa Stadium VII als die

[1]) Genauere Angaben kann ich über die Dicke der Cyste nicht machen, da mir nur ein in Kanadabalsam angeschlossenes Dauerpräparat vorgelegen hat, bei dem das starke Lichtbrechungsvermögen des Einschlußmittels die Cyste nur undeutlich hervortreten läßt.

überwinternde Form aufzufassen, und die verschiedenen Sporulationsstadien würden nur Sommerformen darstellen, welche die Verbreitung der Parasiten während der warmen Jahreszeiten ermöglichen.

Polycaryum branchipodianum.

Im Anschluß an vorstehende Beschreibung der neuen Polycaryumart will ich noch einige Beobachtungen mitteilen, welche ich nach Veröffentlichung meiner Arbeit über P. branchipodianum (1902 b) an weiterem, im Mai 1902 bei Eldena i. P. gesammelten Material dieser Species anstellen konnte. Einmal ist es mir gelungen, auch hier noch kleinere Formen aufzufinden, als ich ursprünglich angegeben hatte, nämlich solche von nur 14,4 μ Durchmesser, die bereits deutlich die charakteristischen Öltropfen erkennen ließen und überhaupt wie die größeren nackten Stadien aussahen. Ferner finden sich gar nicht sehr selten ganz unregelmäßig gestaltete, nackte und encystierte Formen, die den von P. laeve beschriebenen, unregelmäßig konturierten Exemplaren gleichen. Endlich habe ich auch bei P. branchipodianum Formen beobachtet, welche dem Stadium III von P. laeve entsprechen. In einigen derselben fanden sich neben einem großen centralen Öltropfen viele kleinere, im Protoplasma verteilte; es dürften solche Stadien als Zwischenformen zwischen Stadium III und IV aufzufassen sein. Die encystierten Formen habe ich im Mai eintrocknen lassen, den Sommer und Herbst über in diesem Zustande aufbewahrt und im Dezember mit Wasser übergossen. Es ergab sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß der Cysteninhalt durch das Eintrocknen scheinbar gar nicht verändert war; die centralen Fetttropfen hatten sich vollkommen erhalten, und das Protoplasma zeigte dasselbe Aussehen wie das der frisch im Mai untersuchten Parasiten. Auch wochenlanges Liegen der Cysten im Wasser änderte nichts an ihrem Aussehen. Man darf daraus schließen, daß unter natürlichen Verhältnissen der encystierte Protoplasmakörper in ungeteilten Zustande überwintert.

Verwandtschaftsverhältnis und systematische Stellung der Gattung Polycaryum.

Als wesentlichstes Resultat der vorstehenden Mitteilungen ergiebt sich, daß P. laeve und jedenfalls auch das ja nahe verwandte P. branchipodianum zu den Sporozoen zu stellen sind. Dafür spricht außer der parasitären Lebensweise und dem damit zusammenhängenden Fehlen der kontraktilen Vakuolen vor allem die Vermehrung

durch Sporulation, welche mit annähernder Sicherheit für die Daphnienparasiten erwiesen sein dürfte. Sucht man unter den Sporozoen nach näheren Verwandten der Gattung Polycaryum, so kommt in erster Linie das von Mesnil und Marchoux (1897) aus Chydorus sphaericus O. F. Müller beschriebene Coelosporidium chydoricola in Betracht. Die Ähnlichkeit beider Formen ist in der That sehr groß: beide schmarotzen in der Leibeshöhle niederer Krebse, beide besitzen zahlreiche Kerne und Ansammlungen von Fetttropfen in ihrem Protoplasma, beide umgeben sich mit widerstandsfähigen Cysten, beide endlich vermehren sich durch Sporulation. Von besonderem Interesse ist, daß Mesnil und Marchoux auch bei Coelospordium chydoricola dickschalige und dünnschalige Formen unterscheiden. Herr Mesnil, dem ich auf seinen Wunsch einen mit P. branchipodianum infizierten Branchipus zusandte, hat sich übrigens, wie er mir mitteilt, von der Ähnlichkeit beider Formen durch direkten Vergleich überzeugt und macht mir den Vorschlag, die Gattung Polycaryum in der von ihm und Caullery (1899a u. b) für die Gattungen Aplosporidium, Bertramia, Coelosporidium und Schewiakoff's entoparasitische Schläuche der Cyclopiden aufgestellten Ordnung der Aplosporidia unterzubringen.

Ich meine, daß wir uns vor der Hand mit dem Hinweis auf die nahe Verwandtschaft von Polycaryum und Coelosporidium ruhig begnügen können, indem wir alle weiteren Klassifikationsversuche so lange aufschieben, bis die Zeugungskreise der betreffenden Formen genauer erforscht sind.

Litteraturverzeichnis.

1894. Schaudinn, F.: Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber. In: Sitz.-Ber. Akad. Berlin p. 1029—1036.

1897. Mesnil, F. et E. Marchoux: Sur un Sporozoaire nouveau (Coelosporidium chydoricola n. g. et n. sp.) intermédiaire entre les Sarcosporidies et les Amoebidium Cienkowsky. In: C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 125, p. 321—323 und in: C. R. Soc. Biol. Paris (10), Tome 4, p. 1005—1008.

1899a. Caullery, M. et F. Mesnil: Sur le genre Aplosporidium (nov.) et l'ordre nouveau des Aplosporidies. In: C. C. Soc. Biol. (11), Tome 1, p. 789—791.

1899b. Dieselben: Sur les Aplosporidies, ordre nouveau de la classe des Sporozoaires. In: C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 129, p. 616—619.

1900. Schaudinn, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 13. p. 197—292.

1901. Stempell, W.: Ein neues parasitäres Protozoon aus Branchipus grubei Dyb. In: Tagebl. 5. internat. Zool.-Kongr. Nr. 4, p. 4 u. 5, auch in: Verh. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1902, p. 685.
1902a. Derselbe: Über Thélohania mülleri (L. Pfr.). In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 16. p. 235—272.
1902b. Derselbe: Über Polycaryum branchipodianum n. g. n. sp. In: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Bd. 15. p. 591—596.

Figurenerklärung.

Tafel IX.

Fig. 1. Daphnia longispina O. F. Müller mit Polycaryum laeve n. sp. Mikrophotographische Aufnahme nach einem in Formol konservierten und in Glyceringelatine eingeschlossenen ungefärbten Objekt. Vergr. 45 : 1.

Fig. 2—27. Verschiedene Formen der in den Daphnien gefundenen Parasiten, welche vermutlich alle in den Zeugungskreis von P. laeve gehören (vgl. Text). Alle Figuren stellen optische Durchschnitte dar und sind in einer objektiven ca. 1000fachen Vergrößerung wiedergegeben. Gezeichnet, resp. weiter ausgeführt wurden sie nach den Bildern, welche das Zeiss'sche Apochromatobjektiv, homogene Immersion, 2 mm Brennw., 1,30 num. Apert., in Verbindung mit den Kompensationsokularen (4, 6, 8, 12 oder 18) ergab.

Fig. 2 u. 3. Stadium I in Formol.

Fig. 4. Stadium II in Formol.

Fig. 5. Stadium II nach einem in Formol konservierten, mit verdünntem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Dauerpräparat.

Fig. 6. Stadium III in Formol.

Fig. 7. Stadium IV. Optischer Schnitt parallel der Breitseite in Formol.

Fig. 8. Stadium V. Optischer Schnitt parallel der Breitseite nach Formolkonservierung mit Osmiumsäure behandelt.

Fig. 9. Dasselbe in Formol.

Fig. 10. Stadium VI. Optischer Schnitt parallel der Breitseite in Formol.

Fig. 11. Stadium VI. Optischer Schnitt senkrecht zur Breitseite in Formol.

Fig. 12. Stadium VI. Unregelmäßige, gelappte Form in Formol.

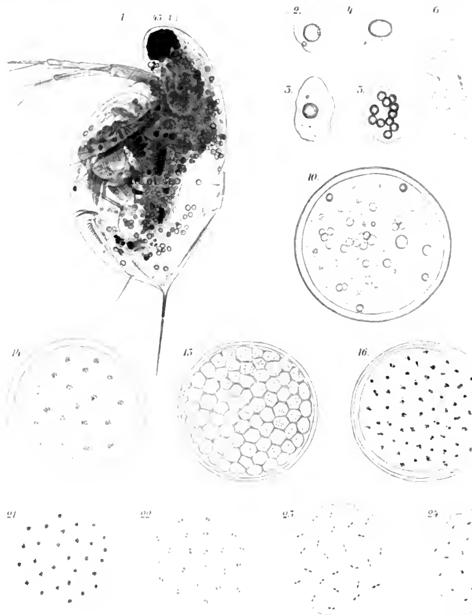
Fig. 13. Stadium VII. Optischer Schnitt parallel der Breitseite in Formol.

Fig. 14. Stadium VI. Optischer Schnitt parallel der Breitseite nach einem mit heißem Sublimatalkohol fixierten, mit verdünntem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Dauerpräparat.

Fig. 15. Stadium mit beginnender Sporulation. Optischer Schnitt parallel der Breitseite nach einem mit Formol konservierten und in Glyceringelatine eingeschlossenen Dauerpräparat.

Fig. 16. Stadium mit beginnender Sporulation. Optischer Schnitt parallel der Breitseite. Konservierung etc. wie bei Fig. 5.

Fig. 17. Sporulationsstadium mit ausgebildeten Sporen. Optischer Schnitt parallel der Breitseite. Konservierung etc. wie bei Fig. 14.


1
2.
4
6
3.
5.
10.
14
15
16.
21
22
23
24

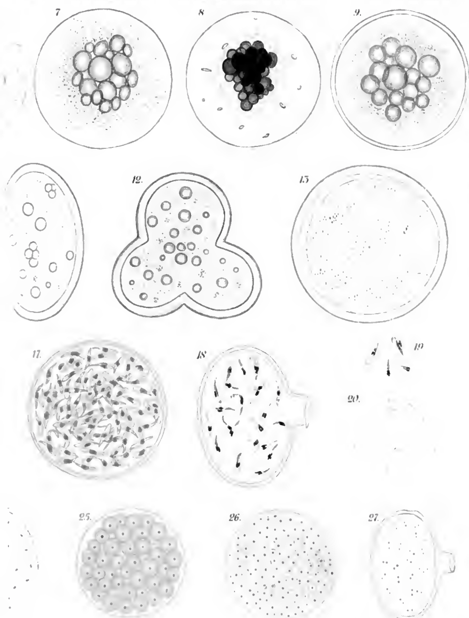

7
8
9.
12.
13
17.
18
19
20.
25.
26.
27.

Fig. 18. Dasselbe. Optischer Schnitt senkrecht zur Breitseite. Der Dentlichkeit halber sind die Ränder der Öffnnng eingezeichnet. Es ist nur noch ein kleiner Teil der Sporen in den Cysten vorhanden. Konservierung etc. wie bei Fig. 14.

Fig. 19. Isolierte Sporen der vorhergehenden Stadien. Konservierung wie bei Fig. 14.

Fig. 20. Kleine dünnschalige, etwa im Stadium VI stehende Form. Konservierung etc. wie bei Fig. 5.

Fig. 21—26. Abweichende, dünnschalige, aus einem Wirtstier stammende Parasitenformen in verschiedenen Stadien. Optische Schnitte parallel der Breitseite. Konservierung wie bei Fig. 14.

Fig. 27. Optischer Schnitt senkrecht zur Breitseite durch ein Exemplar derselben Parasitenform wie in Fig. 21—26. Die Ränder der Öffnung sind eingezeichnet. Konservierung wie bei Fig. 14.

Beiträge zur Kenntnis des *Basidiobolus lacertae* Eidam.

Von
Dr. med. **Waldemar Loewenthal** (Berlin).

(Hierzu Tafel X u. XI.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchung wurde in der Zoologischen Station in Rovigno angestellt, wo ich mich während des letzten Wintersemesters zum Studium der Protisten aufhielt; sie verdankt ihre Entstehung einem Zufall. Mit der Untersuchung parasitärer Protozoen im Darminhalt von Eidechsen beschäftigt, nahm ich, in der Meinung Amöbencysten vor mir zu haben, gewisse in großer Anzahl vorhandene, später noch näher zu beschreibende kugelige, mit einem großen Kern versehene Zellen in Beobachtung, die sich bei ihrer

weiteren Entwicklung als Stadien eines Protophyten herausstellten. Diese Zellen nämlich, die eine monatelange Austrocknung bei Zimmerluft vertragen, wachsen je nach den Ernährungsbedingungen direkt oder nach vorhergehender Teilung zu kurzen, sproßpilzähnlichen Ketten, zu verzweigten oder unverzweigten Hyphen oder zu gedrängten, drusigen Kolonien heran. Bei all diesen Wuchsformen sind die Zellen ebenso wie das Ausgangsmaterial einkernig, und der Kern ist mit allen Details im Leben mit hervorragender Deutlichkeit sichtbar. Mittels einer eigenartigen Karyokinese schnüren nun bei allen Wuchsformen zwei neben einander liegende Zellen, die in den allermeisten Fällen Schwestern von der letzten Teilung her sind, manchmal aber auch vielleicht (wenn es gestattet ist, die menschliche Terminologie auch auf die anderen Verwandtschaftsgrade auszudehnen) als Cousinen oder Tante und Nichte gedeutet werden können, jede in einer neben der Scheidewand gebildeten Ausstülpung eine einzige Richtungszelle ab; nach dieser Reifung fließt durch ein Loch in der Scheidewand Protoplasma und Kern der einen Zelle in die andere über, und so wird eine Zygote gebildet. Die Verfolgung des weiteren Schicksals der Kerne in der Zygote wird durch Anfüllung des Zellraumes mit stark lichtbrechenden Körperchen verhindert. Durch Ausbildung einer dicken, gelbbraunen Hülle charakterisiert sich die Zygote als Dauerform. Eine ähnliche Form kann sich auch ohne Kopulation bilden. Schließlich vermögen unter geeigneten Verhältnissen die Zellen auch Hyphen in die Luft zu strecken und an diesen Conidien zu bilden.

Das im Darm der Eidechse gefundene Ausgangsmaterial in Kulturen wieder zu erzeugen ist mir nicht gelungen; Infektionsversuche wurden durch die Jahreszeit verhindert. Der Entwicklungskreis des Pilzes ist daher noch nicht geschlossen und ich weiß auch nicht, als welche Fruchtform das Ausgangsmaterial zu bezeichnen ist.

Ich richtete mein Hauptaugenmerk auf die durch Kopulation von Schwesterzellen gegebene Inzucht und die Bildung nur eines einzigen Richtungskörpers, vor allem aber auf die Kernverhältnisse und die Art der Kernteilung, die an die primitiven Karyokinesen mancher Protozoen erinnerte. Da ich den größten Teil meines spärlichen Materials hierfür verwandte, konnte ich das Schicksal der Conidien und Zygoten nicht hinreichend genau untersuchen.

Über das Bekanntsein eines meinen Befunden entsprechenden Pilzes konnte ich längere Zeit nichts finden, da mir als Mediziner die botanische Litteratur nur ungenügend bekannt ist und auch in der Bibliothek der Zoologischen Station sowie in der mir liebens-

würdig zur Benutzung überlassenen Privatbibliothek des Herrn Dr. Schaudinn die Botanik natnrgemäß verhältnismäßig nur wenig vertreten ist. R. Hertwig (98), der bei Actinosphaerinm die Kopnlation von Schwesterzellen beschreibt nnd die gleichartigen Beobachtungen auf botanischem Gebiet aufzählt, hat etwas dem von mir beobachteten Pilz Vergleichbares nicht erwähnt; Schaudinn (02), der beim Bacillus bütschlii ebensolche Inzncht beobachtete, bernft sich auf die genannte Aufzählung von Hertwig.[1]) Ja sogar in einer neuen botanischen Publikation, in Guilliermond's (02) Monographie über die Hefen, fand ich eben in Bezng anf deren Kopulation den Satz (S. 269) „c'est la première fois qu'on signale nne conjugaison se prodnisant très souvent et d'une manière certaine entre denx cellnles sœurs“.

Erst als die Untersuchung im wesentlichen beendet und die Mehrzahl der Zeichnungen schon angefertigt war, wurde ich durch zusammenfassende Übersichten von Häcker (97, 98, 99) wie von Oltmanns (01) auf den Basidiobolus aufmerksam, und als ich mir daraufhin die einschlägigen Veröffentlichungen von Eidam (86), Raciborski (96) und Fairchild (97) zugänglich gemacht hatte, ergab deren Lektüre sofort, daß meine Form zur Gattung Basidiobolus gehörte. Die bei Raciborski und Fairchild citierte Arbeit von Chmielewski (90) war mir nicht zugänglich, und ob noch weitere Veröffentlichnngen über Basidiobolus existieren, ist mir nicht bekannt.

Ich glaube nun trotzdem mit der ausführlichen Mitteilung meiner eigenen Beobachtungen nicht zurückhalten zu sollen, nicht nur, weil sie ganz unabhängig und vom Standpunkt der Protozoenknnde aus gemacht worden sind; Raciborski und Fairchild befassen sich beide mit Basidiobolus ranarnm, und Eidam, der die erste und zwar sehr genaue Beschreibung der Gattnng Basidiobolus geliefert hat, muß den Basidiobolus lacertae ans Materialmangel mit einer Seite abthun. Auch weichen meine Befunde nnd ihre Deutungen in manchem von denen meiner Vorarbeiter ab, und die Form, in der der Basidiobolus im Darm vorkommt, hat Eidam nicht finden können, während die anderen (zu deren Thema dies weniger gehörte) an-

[1]) Hertwig giebt an: Desmidiaceen nnd die Diatomee Achnanthes subsessilis (die wohl statt der irrtümlich genannten A. brevipes gemeint ist). Außer den oben genannten Bacillus bütschlii nnd einigen Hefearten kommt hierzu noch auf zoologischem Gebiet die Entamoeba coli, wie Schaudinn (03) sie schildert.

scheinend überhaupt nicht danach gesucht haben. Doch bringe ich die vergleichenden und anderweitigen Überlegungen besser nach Mitteilung meiner Befunde.

Material und Untersuchungsmethoden.

Am 15. November 1902 wurden neun Eidechsen (Lacerta muralis) auf der Insel Figarola gefangen. Es ist dies ein kleines, dem Hafen von Rovigno vorgelagertes, unbewohntes Inselchen, so hoch, daß es anch bei hohem Seegang nicht überspült wird. Der Boden besteht aus dem hier weit verbreiteten, durchlässigen Kalkstein, ist also recht trocken, insbesondere frei von Schlamm nnd Moder. Ständige Wasseransammlungen existieren nicht; die einzige feuchtere Stelle auf der Insel ist, abgesehen vom felsigen Meeresufer, eine in der Mitte gelegene kleine Tropfsteinhöhle. Der Pflanzenwuchs besteht aus wenigen Sträuchern, die an den höheren Stellen die typische „Macchia“ bilden, Feigen, Brombeeren, Ginster, Spartium, Juniperus, Pistacia, Rhamnus, am Meer viele Salzpflanzen, Salsola, Halimus, Inula, außerdem Arum, Narcissus, Asphodelus etc.

Die Eidechsen leben auf der Insel in großen Mengen, tummeln sich bei Sonnenschein auf den Grasflächen und sind da leicht zu fangen. Die zahlreichen Gesteinsspalten bieten ihnen Schlupfwinkel, in denen sie sich verkriechen und in deren Tiefe sie ihren Winterschlaf halten; es ist daher mit Eintritt kälteren Wetters nicht möglich, ihrer habhaft zu werden. Die Nahrung der Eidechsen auf der Figarola besteht, wie einerseits aus dem Darminhalt hervorgeht, andererseits Herr Dr. Schaudinn mir nach eigener Beobachtnng mitgeteilt hat, wesentlich ans Insekten und Schnecken.

In der Gefangenschaft wurde den Eidechsen in den ersten 14 Tagen nur Brunnenwasser gegeben, aber kein Futter, späterhin wurde ihnen geschabtes rohes Rindfleisch beigebracht. Von selbst scheinen sie im Winter überhanpt nicht zu fressen, aber man kann ihnen bei einiger Geduld das Fleisch mit einer Pincette so weit in den Oesophagus schieben, daß sie es nicht wieder ausspeien können. Dennoch aber konnte ich nur ein einziges Tier mehrere Wochen am Leben erhalten.

Am 17. November wurde eine der Eidechsen getötet; es fand sich im Enddarm ein etwa erbsengroßer, feuchter, weicher, brauner Kotballen, im übrigen war der Magendarmkanal leer und es wurden auch mikroskopisch in Abstrichen aus verschiedenen Stellen nur Epithelien, rote Blutkörperchen und Bakterien gefunden. Von dem

Kotballen wurden ohne weitere Manipulation Deckglasabstriche gemacht und einesteils auf feuchten Kammern (nach F. E. Schulze) montiert, anderenteils mit Wachs umrandet auf Objektträgern befestigt, ein weiterer Teil schließlich fixiert. Der Rest des Kotballens wurde in einem lose zugedeckten Glasschälchen im Arbeitszimmer trocken aufbewahrt und diente zusammen mit einigen von den übrigen Eidechsen in den nächsten Tagen abgelegten, in demselben Schälchen gesammelten Kotballen als Material für die gesamten vorliegenden Untersuchungen.

Die kugeligen, das Ausgangsmaterial bildenden Zellen, die ich, um einen kurzen, nichts präjudizierenden Namen anzuwenden, im folgenden als Darmform des Basidiobolus bezeichnen werde, fanden sich in dem frisch entnommenen Darminhalt in recht erheblichen Mengen, und ich habe einen großen Teil der Untersuchung an dem einen Kotballen angestellt. Diese Zellen waren darin so reichlich vorhanden, daß ich, wenn ich ein eben mit einer feinen Pincette zu fassendes Partikelchen des getrockneten Materials in Wasser verrührte, meist mehrere Exemplare darin fand. In den übrigen gesammelten Kotballen war die Infektion weniger stark, und späterhin fand ich überhaupt nichts mehr. Das letzte Mal notiert habe ich das Vorhandensein vereinzelter Exemplare der Darmform in einem frisch entleerten Kotballen am 22. November, nachdem also die Tiere sieben Tage in der Gefangenschaft und ohne Futter gewesen waren. Infektionsversuche konnte ich aus Mangel an Material und Eidechsen nicht machen, doch hoffe ich, die Untersuchungen zu günstigerer Jahreszeit noch einmal aufzunehmen und die jetzt noch vorhandenen Lücken dann ausfüllen zu können.

Was die Methodik anbetrifft, so stand im Vordergrunde das Studium des lebenden Objektes mit möglichst fortlaufender Beobachtung der einzelnen Entwicklungsvorgänge. Hierzu fordert der Basidiobolus förmlich heraus, da, wie oben erwähnt, auch die feineren Strukturen von Protoplasma und Kern schon im Leben mit hervorragender Deutlichkeit sichtbar sind. Am häufigsten benutzte ich die Schulze'schen feuchten Kammern, wenngleich das Arbeiten damit nicht frei von Nachteilen ist; da nämlich das Untersuchungsobjekt sich ziemlich hoch über dem Kondensor befindet, kann man Beleuchtung und Blenden nur unvollkommen ausnutzen; auch ist es sehr störend, daß bei zu großem hängenden Tropfen der Arbeitsabstand der Immersion nicht ausreicht. Einige Male wurde das Material auch zwischen Deckglas und Objektträger ausgebreitet, auf drei Seiten mit Wachs umrandet und in einer feuchten Kammer aufbewahrt; doch scheint

mir diese Methode nicht empfehlenswert, da der Luftzutritt ein ungenügender ist und das vom Deckglas nicht ganz zu entfernende Immersionsöl sich in der feuchten Kammer trübt. Endlich wurde vielfach auf Deckgläschen ausgebreitetes Material mit der Schicht nach oben in feuchter Kammer kultiviert und entweder in dieser Lage mit schwacher Vergrößerung betrachtet, oder für die Dauer der Untersuchung umgedreht und auf eine Schulze'sche feuchte Kammer gelegt.

Nach Erreichung des gewünschten Stadiums wurden die Präparate ausschließlich nach der bekannten von Schaudinn empfohlenen Methode mit heißem Sublimatalkohol (2 Teile konz. wässerige Sublimatlösung und 1 Teil Alkohol absol.) fixiert, nach entsprechender Alkoholbehandlung mit Böhmer'schem Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Boraxkarmin gefärbt und nach Entwässerung mit Alkohol von steigender Konzentration in Kanadabalsam eingeschlossen. Bei dieser Behandlung der Präparate war die meist ziemlich starke Entwicklung des reich verzweigten, aus nur dünnen Hyphen bestehenden Mycels eines anderen Pilzes sehr angenehm, da hierdurch das Material besser am Deckglas haften blieb. Die sich dennoch ablösenden Stücke wurden entweder gesammelt und nach Paraffineinbettung geschnitten, oder in Centrifugiergläschen weiter behandelt und aus Kanadabalsam mit der Pipette auf Objektträger gebracht.

Abgesehen von dem am 17. November entnommenen frischen Darminhalt, dessen natürliche Feuchtigkeit ausreichte, mußte das getrocknete Material zur Beschickung der Deckgläschen angefeuchtet und verdünnt werden. Ich benutzte hierzu 1. destilliertes Wasser in wechselnder Menge; 2. Brunnenwasser; das Rovigneser Brunnenwasser ist ein ziemlich stark alkalisches, salzig schmeckendes Brackwasser von schwankender Zusammensetzung; 3. eine Abkochung von Kellerasseln; ich wählte diese mir am leichtesten erreichbaren Arthropoden, um dem zu züchtenden Basidiobolus ein der Insektennahrung der Eidechsen einigermaßen angenähertes Nährmaterial zu bieten. — Als beste Verdünnungsflüssigkeit würde sich wohl ein Auszug aus Eidechsenfäces erwiesen haben, doch reichte hierzu mein Material nicht aus.

Die Anstellung von Reinkulturen habe ich nicht versucht.

Ich benutzte ein den modernen Anforderungen entsprechendes Leitz'sches Mikroskop mit Kreuztisch und Abbé'schem Zeichenapparat, den üblichen Trockenvergrößerungen und einem Zeiss'schen Apochromaten homog. Immersion 2,0 mm, num. Apert. 1,30 mit den

Kompensationsokularen 4, 8 und 12. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen wurde meist Acetylenbeleuchtung benutzt.

Die Dauerform des Basidiobolus im Darm der Eidechse.

Die im frisch entnommenen oder frisch entleerten Darminhalt der Eidechse gefundene Dauerform des Basidiobolus (wie gesagt der Kürze wegen als „Darmform" bezeichnet) wird durch einzeln liegende, kugelrunde, einkernige Zellen repräsentiert (Fig. 1—9), deren Durchmesser 15—20 μ, allermeist gegen 17 μ beträgt; doch habe ich auch einige Zellen von nur 11 μ Durchmesser gefunden. Diese immerhin ziemlich großen Gebilde fallen in dem im übrigen meist bräunlich dunklen Darminhalt schon bei schwächerer Vergrößerung durch die Abwesenheit einer ausgesprochenen Färbung als hellere Körper auf; ohne Vergleichung mit gefärbter Umgebung aber, also in wässerigem Medium, erscheinen die Zellen dunkelgrau, mit etwas stärker lichtbrechendem Rand. Die Oberfläche der Zelle ist vollkommen glatt, insbesondere ohne Papille, Nabel oder dergl. auf eine frühere Anheftung deutende Bildungen.

Die Darmform besitzt eine deutliche, leicht gelbliche Membran, deren Dicke ich wegen der stärkeren Lichtbrechung am Rand nicht genau habe feststellen können; doch scheint sie $^1/_2$ μ nicht zu erreichen. In trocken aufbewahrtem und dann wieder angefeuchtetem Darminhalt scheint die Dicke der Membran etwas zuzunehmen und beträgt dann etwa $^1/_2$ μ; auch wird dann die gelbliche Färbung etwas intensiver. Der Durchtritt von Reagentien wird durch die Membran nicht merkbar gestört, doch bleibt sie bei den von mir angewendeten Färbungen ungefärbt und ist in den konservierten Präparaten durch ihre gegen den gefärbten Zellinhalt kontrastierende Eigenfarbe noch deutlicher sichtbar als im Leben. Eine Schichtung oder sonstige Struktur habe ich nicht wahrgenommen; doch fand ich in länger getrocknetem Darminhalt manchmal einige Zellen mit noch dickerer, deutlich geschichteter Membran, die auch den Durchtritt von Reagentien störte; der Zellinhalt bildete dann eine kaum gefärbte, die Zelle nicht ausfüllende Masse. Ich habe dies nur in konservierten Präparaten gesehen und kann daher über die Entwicklungsfähigkeit derartiger Zellen nichts aussagen. — Auch nach innen zu ist die Membran vollkommen glatt und gegen den Zellinhalt auf dem optischen Querschnitt durch eine dunkle Linie scharf abgegrenzt. Die Cellulosereaktion mit Jodtinktur und Schwefelsäure ist negativ. Weitere Untersuchungen über die chemische Natur der Membran habe ich nicht angestellt.

Das farblose Protoplasma füllt, abgesehen vom Kern, meist den ganzen Zellraum aus. Sein allgemeines Verhalten am lebenden wie am konservierten Objekt ist dies, daß es an der Zellmembran mit einer schmalen, ganz hellen Zone beginnt, daran anschließend sofort etwas dunkler wird, um annähernd den gleichen Dunkelheitsgrad bis etwa zur Mitte zwischen Zellmembran und Kern beizubehalten; von hier ab wird es schnell und kontinuierlich immer dunkler und schneidet mit seinen dunkelsten Partien am Kern scharf ab (Fig. 1, 2). Diese Beschaffenheit wird manchmal durch größere und kleinere, unregelmäßig gestaltete Vakuolen gestört und nur selten ganz aufgehoben (Fig. 3, 9); solche Vakuolen kommen am frisch entnommenen wie trocken aufbewahrten, am lebenden wie am konservierten Material vor, und ich habe auch einen Unterschied in der Häufigkeit und Größe der Vakuolen nicht mit Sicherheit feststellen können. Häufig sind die Vakuolen wasserhell und durchsichtig, manchmal enthalten sie einen Stoff von wechselndem, aber nie sehr starkem Lichtbrechungsvermögen (Fig. 3), den ich am häufigsten in getrocknetem Material gefunden habe und als Reservestoff deuten möchte. Beim Konservieren und Färben scheint sich dieser Stoff aufzulösen und die Vakuolen erscheinen dann alle wasserhell.

Das Protoplasma zeigt bei stärkerer Vergrößerung deutlich einen, soweit nicht durch Vakuolen unterbrochen, sehr regelmäßig alveolären Bau (optisch als Netzwerk erscheinend), der schon am lebenden Objekt (Fig. 2) mit prachtvoller Klarheit sichtbar ist. Die Alveolen haben eine Größe von ca. $^1/_2$—$^3/_4$ μ [1]) und sind meist sechseckig. Die Grenze gegen die Membran und gegen den Kern wird von einer sehr regelmäßigen, radiär angeordneten Lage, einem sog. Alveolarsaum (Bütschli) gebildet, und auch die schärfer konturierten Vakuolen werden von einem solchen Alveolarsaum umschlossen. Die mit schwächerer Vergrößerung sichtbare helle an die Membran anschließende Zone entspricht genau dem Alveolarsaum.

Irgend welche Bewegungserscheinungen habe ich im Protoplasma nicht wahrgenommen; an abgestorbenen Exemplaren sah ich Brownsche Molekularbewegung. Bei den von mir angewandten Färbungen färbt sich das Protoplasma in recht erheblichem Maße, am meisten mit Hämatoxylin, am wenigsten mit Boraxcarmin.

---

[1]) Ich will hier in Bezug auf alle alveolären Strukturen bemerken, daß mir die Alveolen auf den Zeichnungen meist etwas zu klein geraten sind. Wie ich durch Nachzählen bestimmt habe, beträgt der Fehler etwa $^1/_5$.

Meist annähernd genau central, manchmal aber auch ziemlich stark excentrisch liegt der Kern, der, wie das meiste am Basidiobolus, ebenfalls schon am lebenden Objekt durch seine Größe und seinen Kontrast gegen das ihn umgebende dunkle Protoplasma mit auffälliger Deutlichkeit hervortritt. Der Kern stellt ein am nicht getrockneten Material fast ausnahmslos kugelrundes Gebilde dar, dessen Durchmesser $^1/_3$ und darüber vom Durchmesser der Zelle beträgt und nur manchmal diesen Wert nicht erreicht, also (an konservierten Präparaten gemessen) 4—6 μ. Am getrockneten Material ist der Kern häufig mehr oder weniger verzogen, selbst zackig, und er ist im Verhältnis zur ganzen Zelle etwas kleiner.

Der Kern besteht aus einem großen Karyosom mit umgebender achromatischer Zone (Fig. 1 ff.), während ich das Vorhandensein einer Kernmembran nicht immer mit Sicherheit sehen konnte. Jedenfalls ist der Kern in den nicht getrockneten Zellen mit großer Schärfe vom Protoplasma abgesetzt; nach dem Austrocknen wird diese Begrenzung undeutlich (Fig. 2, 3), um bei Anfeuchtung nach einigen Stunden wieder mit alter Schärfe hervorzutreten. Diese Verhältnisse sind im Leben ähnlich gut zu sehen, wie an gefärbten Präparaten. Für das Vorhandensein einer eigenen Kernmembran scheint mir zu sprechen, daß die Alveolensysteme des Kerns und des Protoplasmas von einander unabhängig sind. Bisweilen kann man sehen, daß die Fußpunkte der Alveolarsepta des umgebenden protoplasmatischen Alveolarsaums bis zu gegenseitiger Berührung verdickt sind und so den Kern umschließen; eine derartig gebildete Kernmembran gehört dann freilich gar nicht dem Kern an, sondern dem Protoplasma.

Die an die Membran oder an das Protoplasma anschließende achromatische Zone umschließt ringförmig das meist genau central liegende Karyosom. Das Größenverhältnis von achromatischer Zone und Karyosom ist ein ziemlich wechselndes, doch beträgt die Breite des Ringes meist etwas weniger als den Radius des Karyosoms, so daß dessen Durchmesser über die Hälfte des ganzen Kerndurchmessers ausmacht. Die achromatische Zone, im Leben wie an gefärbten Objekten als heller Ring erscheinend, ist alveolär gebaut, und zwar besteht sie manchmal aus nur einer einzigen Alveolenreihe. Meist jedoch sind zwei Alveolenreihen vorhanden, die einen doppelten Alveolarsaum bilden; sie sind dann fünfeckig und schließen gegen Protoplasma wie Karyosom annähernd rechtwinklig ab, während sie in der Mitte sägeförmig ineinander greifen (Fig. 1). Liegt das Karyosom nicht in der Mitte des Ringes, dann kann die Alveolen-

reihe an der schmaleren Seite einfach, an der breiteren doppelt sein (Fig. 8, 9). Die Knotenpunkte des Alveolenwerks sind häufig etwas verdickt und stärker färbbar; auch an den Fußpunkten des äußeren Alveolarsaums können stärker färbbare Körnchen liegen, die manchmal zu einer kontinuierlichen Schicht zusammenschließen (Fig. 4).

Das Karyosom ist eine mäßig stark lichtbrechende, gegen die achromatische Zone scharf begrenzte Kugel, am lebenden Objekt dunkler als diese Zone, aber etwas heller als das den Kern umgebende Protoplasma und daher im Leben (Fig. 2, 3) ebenfalls deutlich sichtbar. Auch hier wieder verliert die Begrenzung beim Anstrocknen etwas an Schärfe, wenn auch nicht in dem bedeutenden Maße, wie es an der Kerngrenze der Fall ist, und auch die Form kann unregelmäßig länglich und gezackt werden; nach Einwirkung von Feuchtigkeit stellen sich dann die Verhältnisse des frischen Zustandes wieder her. Abgesehen davon, daß der Rand manchmal etwas dunkler erschien, habe ich im Leben am Karyosom nur selten eine weitere Struktur wahrgenommen.

Auch im fixierten und gefärbten Präparat erscheint bei intensiverer Färbung das Karyosom häufig als homogene Masse. Oft jedoch läßt es einen alveolären Bau erkennen, und zwar entweder so, daß eine centrale sechseckige große Alveole von einem aus sechs Alveolen gebildeten Saum umgeben wird (Fig. 1), oder daß es aus einer unbestimmten Anzahl kleinerer Alveolen besteht (Fig. 7). Auch das Vorkommen von 1—4 Vakuolen in dem im übrigen homogen erscheinenden Karyosom habe ich beobachtet (Fig. 4). Sehr auffällig ist das durchaus nicht gerade seltene Auftreten von 1—3 und selbst 4 sehr stark lichtbrechenden kleinen runden Körnchen im Innern des Karyosoms (Fig. 5. 6), anscheinend am häufigsten gerade an den in frischem Zustand fixierten Zellen. Leider reichte mein Material zu derartigen statistischen Feststellungen und systematischen Untersuchungen nicht aus, und aus demselben Grunde konnte ich auch nicht mit genügender Sicherheit eruieren, ob die gleich zu schildernden Formen etwa, wie ich anzunehmen geneigt wäre, der morphologische Ausdruck einer das Zellenwachstum einleitenden Kernfunktion sind. Man findet nämlich nicht selten in gefärbten Präparaten, und zwar bei allen drei angewendeten Färbungen in gleicher Weise, das Karyosom aus zwei färberisch verschiedenen Bestandteilen zusammengesetzt, die möglicherweise dem Plastin und Chromatin entsprechen. Manchmal sind diese so angeordnet, daß auf dem optischen Durchschnitt die äußeren Teile des Karyosoms von einem breiten dunklen Ring gebildet sind, und

nur das Centrum schwach gefärbt erscheint (vgl. Fig. 24). Häufiger ist aber eine andere Anordnung: der dunkle Ring ist schmäler und durch hell gefärbte Stellen unterbrochen, so daß also gewissermaßen zwei konzentrische dünne Ringe entstehen, die durch dunkle radiäre Brücken mit einander verbunden sind; der innere helle Teil des Karyosoms ist dann größer und deutlich alveolär gebaut (Fig. 9). Liegt dieser helle Teil nicht central, dann entstehen Bildungen wie Fig. 8. Eine andere, selten beobachtete Form will ich hier anschließen: das nicht in zwei Bestandteile gesonderte Karyosom ist nicht scharf begrenzt, sondern verläuft strahlenförmig auf einem Teil der radiären Alveolarsepten der achromatischen Zone zu dem in solchem Fall ebenfalls unscharfen Kernrand hin. Dies kann soweit gehen, daß die achromatische Zone überhaupt verwischt ist und, wie man es nun bezeichnen will, Kern oder Karyosom sich zackig und strahlig ins Protoplasma verliert.

Die im vorstehenden geschilderte Darmform des Basidiobolus ist ein Dauerstadium; den letzten Rest des am 17. November dem Darm entnommenen Materials, das die ganze Zeit in lose zugedeckter Glasschale am Fenster des Arbeitszimmers gestanden hatte und da recht erheblichen Temperaturschwankungen ausgesetzt war, habe ich am 5. Januar, also nach sieben Wochen, noch zur Keimung gebracht. Andererseits aber ist auch das frisch entnommene Material ohne besondere Ruhepause schon zur Weiterentwicklung fähig.

Das Wachstum bis zu den Vorbereitungen zur Kopulation.

Wird die getrocknete Darmform wieder angefeuchtet, dann verschwinden im Laufe einiger Stunden die im Protoplasma angesammelten schwach lichtbrechenden Stoffe, die verwaschenen Begrenzungen zwischen Protoplasma, achromatischer Zone und Karyosom werden wieder scharf, kurz, die getrocknete Zelle bekommt wieder das Aussehen einer frisch dem Darm entnommenen Zelle und verhält sich auch wie eine solche. Die Zelle wächst nun, zunächst ohne Formveränderung, in verschieden langer Zeit und in verschieden hohem Maße heran; ich habe Zellen bis zu 30 μ Durchmesser gefunden. Die Größenverhältnisse der Zellbestandteile zu einander bleiben unverändert, so daß bei 30 μ Zelldurchmesser der Durchmesser von Kern und Karyosom 10 bezw. 5 μ betrug. Einen Grund für die Verschiedenheit im zeitlichen Ablauf habe ich nicht feststellen können; in einer und derselben Kultur sind oft schon Zellen nach 9—10 Stunden in einem Entwicklungsstadium, das andere erst nach zwei Tagen erreichen.

So weit stimmt das Wachstum bei allen von mir angewandten Kulturbedingungen überein, während die weitere Entwicklung je nach den Ernährungsverhältnissen variiert, um bei den Vorbereitungen zur Kopulation wieder übereinzustimmen. Ich werde nun zunächst das am einfachsten ablaufende reduzierte Wachstum bei mangelhafter Ernährung schildern, danach die bei reichlicherer Ernährung unter Teilung der Darmform sich bildenden Hyphen und Drusen beschreiben, um daran kurz die Encystierung anzuschließen. Die Kernverhältnisse der vegetativen Stadien bespreche ich dann für alle gemeinsam.

Das reduzierte Wachstum (Fig. 10—18) habe ich dadurch erzielt, daß ich auf dem Deckglas der Schulze'schen feuchten Kammer eine geringe Portion des die Darmform enthaltenden Kotes in einer verhältnismäßig großen Menge destillierten Wassers fein verteilte. Nimmt man zu wenig Wasser, so daß die aus den Fäces extrahierte Nährlösung konzentrierter wird, dann kann man nicht mehr mit Sicherheit auf die reduzierte Entwicklung rechnen. Unter den geschilderten Bedingungen nun streckt sich etwa in 1—2 Tagen nach Anlegung der Kultur die herangewachsene Zelle an einer Seite etwas in die Länge, so daß sie zuerst birnförmig (Fig. 10), dann löffelförmig wird (Fig. 11). Der Kern bleibt meist in dem kugeligen Teil der Zelle liegen. Schon in diesem Stadium kann nach vorangehender Kernteilung eine Zellteilung eintreten; die Scheidewand liegt dann meist im Bereich des kugeligen Teils (Fig. 17). Dabei bleibt die äußere Form längere Zeit fast ganz unverändert, indem an der Stelle der Scheidewand, wenn überhaupt, dann zunächst nur eine ganz minimale Einschnürung entsteht. Tritt keine Teilung ein, dann verlängert sich der ausgekeimte Teil der Zelle weiter und der gesamte Zellinhalt kann sich in ihm sammeln; die leere Membran behält ihre Form bei (Fig. 12). Nach der nun eintretenden Zellteilung ziehen sich die beiden neuen Zellen meist von einander zurück und sind dann durch einen leeren Schlauch mit einander verbunden; dabei kann die eine Zelle in den kugeligen Anfangsteil zurückfließen (Fig. 13). Nach einigen Stunden kann sich jede der beiden Zellen wieder teilen; die neuen Teilprodukte trennen sich gewöhnlich nicht, sondern bleiben breit mit einander verbunden (Fig. 14) und sind so leicht als Schwestern zu erkennen. Das Auftreten leerer Strecken ist zwar meist, aber nicht immer zu beobachten (Fig. 15); auch ohne sie sind aber die Schwestern zu erkennen. Wenn dieses vierzellige Stadium einen Tag bestanden hat, das ist gewöhnlich am vierten

Tag nach Ansetzung der Kultur, kann man auf den Beginn von Kopulation zwischen den Schwesterzellen rechnen.

Die zweite Teilung kann bei einer der beiden Zellen unterbleiben, andererseits kann noch eine dritte Teilung eintreten, so daß dann 3, 5 und mehr Zellen entstehen; ein einziges Mal habe ich eine Reihe von acht Zellen gefunden.

Nicht alle Zellen kommen zur Kopulation; solche Zellen runden sich dann ab (Fig. 16) und erinnern in ihrem Aussehen an Sproßpilze; ihr Inhalt wird dann dunkelkörniger und ich habe den Eindruck gewonnen, daß bei längerer Lebenderhaltung der Kultur diese Zellen sich encystiert haben würden.

Benutzte ich zur Verdünnung statt destillierten Wassers das Rovigneser Brunnen-(Brack-)Wasser oder eine wenig konzentrierte Abkochung von Kellerasseln, sind also die Nahrungsverhältnisse bessere, dann läßt sich der Pilz mehr Zeit zu seiner Entwicklung, um dann aber auch eine größere Anzahl von Zygoten zu liefern. Die herangewachsene Zelle der Darmform teilt sich nämlich zunächst in zwei Halbkugeln, ohne daß sich dabei die äußere Form wesentlich änderte. Dieses zweizellige Stadium wächst nun weiter, entweder nach wie vor in Form einer Kugel, oder es bildet sich ein Ellipsoid, dessen kleiner Äquator durch die Scheidewand gebildet wird (Fig. 54). Danach kann eine zweite Teilung in einer oder (und dies ist das Häufigere) in beiden Zellen eintreten, wodurch ein drei- bezw. vierzelliges Stadium resultiert (Fig. 19a); die Teilzellen können in ungleicher Größe oder schief ausfallen (Fig. 20). Der Eintritt der Zweiteilung variiert bei den einzelnen Zellen in derselben Kultur zwischen 9 Stunden und 2 Tagen nach der Anfeuchtung. Weitere Angaben über die Scheidewandbildung werde ich im Zusammenhang mit der Schilderung der Kernteilung machen. Das Protoplasma verhält sich in diesen Zellen wie bei der Darmform, nur ist das Vorhandensein von Vakuolen sehr viel seltener. Beim weiteren Wachstum runden sich die Zellen in kaum nennenswertem Maße ab, danach beginnen sie auszukeimen (Fig. 19b). Die Zellmembran wird undeutlicher, das Protoplasma etwas vakuolisiert und dunkel gekörnt. Es ist bei dieser Wuchsform fast ausnahmslose Regel, daß während der Keimung das Protoplasma gewissermaßen aus den alten Zellen auskriecht, indem es sich in den jungen Teilen sammelt (Fig. 19c), während es in dem alten Zellteil zunächst grobvakuolär wird, dann ein weitmaschiges, feinfädiges Netzwerk bildet. Das Protoplasma in der Umgebung des Kerns nimmt an der Vakuolisierung nicht Teil und erscheint nach wie vor am dunkelsten. Die leer zurückbleibenden

Membranen bleiben in fast unveränderter Form und markieren auch noch am weitverzweigten Mycel den Ausgangspunkt (Fig. 22).

Allgemeingültige Zeitangaben zu machen, ist bei dem wechselnden Verhalten des Basidiobolus kaum möglich; als Beispiel will ich hier die an einem Exemplar verfolgten Stadien Fig. 19 anführen: Fig. 19a ist 24 Stunden nach Beginn der Kultur um 12 Uhr Mittag gezeichnet. Fig. 19b am selben Tage 4 Uhr 45 Minuten Nachmittag und Fig. 19c am nächsten Vormittag um 11 Uhr 45 Minuten.

Eine Abweichung von dem geschilderten Modus kommt vor, indem manche Exemplare der Darmform ohne ersichtlichen Grund die Teilung unterlassen, so daß sie nach 24 Stunden schon einen langen Keim getrieben haben und der kugelige Teil der Zelle schon als leere Membran daliegt, während die anderen Exemplare noch erst im Zwei- und Vierzellen-Stadium sind. In seltenen Fällen habe ich beobachtet, daß eine solche ungeteilte Zelle zwei Keime nach entgegengesetzter Richtung trieb und daß dann später eine Teilung an beliebiger Stelle erfolgte. Das weitere nun zu beschreibende Wachstum zeigt aber keine Abweichung.

Während beim reduzierten Wachstum die einzelnen Zellen an Länge das Doppelte ihrer Breite kaum je überschreiten, auch nur in geringer Zahl vorhanden sind, und Verästelungen nicht vorkommen, so dass von einer Hyphenbildung nicht gesprochen werden kann, kommt es unter mittleren Ernährungsbedingungen zur Ausbildung von Hyphen, die dadurch entstehen, daß der cylindrische Keim eine mehr oder minder erhebliche Länge erreicht. Die Dicke der Hyphen variiert etwa zwischen 8—12 μ, wesentliche Schwankungen im Verlauf der einzelnen Hyphe kommen kaum vor, und auch die zum selben Exemplar gehörigen Hyphen haben annähernd die gleiche Dicke (nur die Conidienträger sind erheblich dünner). Sie können eine recht bedeutende Länge erreichen; z. B. war eine unverzweigte Hyphe von 10 μ Breite über 1,25 mm lang, am nächsten Tage hatte sie zwei Zweige und war noch gewachsen. Als Beispiel, ein wie langes Stück einer Hyphe von einer einzigen Zelle ausgefüllt werden kann, diene Fig. 21. Gewöhnlich freilich liegen die Verhältnisse so, daß das Protoplasma, während es dem Wachstum der Hyphe entsprechend distalwärts weiterrückt, aus den proximalen Teilen herausfließt, so daß dann die einzelnen protoplasmatischen Abschnitte des Mycels nur durch leere Hyphenmembranen mit einander verbunden sind. Oft bleibt beim Vorwärtsfließen eine unterdessen gebildete, dem proximalen Ende der Protoplasmamasse entsprechende Membran als quere Scheidewand stehen, und man kann

daher nicht etwa durch bloße Abzählung der Septa die Anzahl der am Aufbau einer Hyphe beteiligten Zellen feststellen. Meistens besteht eine Hyphe aus mehr als einer Zelle, indem früher oder später eine Zellteilung eintritt; die beiden ersten in einer Hyphe enthaltenen Zellen bleiben gewöhnlich nicht dauernd mit einander in Connex, sondern weichen bald von einander zurück und legen so, oft unter Hinterlassung von Septen, ein leeres Schlauchstück zwischen sich. Verzweigungen entstehen, indem das distale Ende einer Zelle seitlich ausweicht; später kann an der Verzweigungsstelle eine Zellteilung eintreten. Zweig und Hauptast haben die gleiche Dicke. Es kommt nun zu weiteren Zellteilungen, und die Schwestern dieser oder erst der nächsten Generation trennen sich nun gewöhnlich nicht mehr (wodurch allein sie schon leicht als Schwesterzellen zu erkennen sind), und es tritt an der Stelle der Scheidewand zunächst nicht einmal eine Veränderung der äußeren Form ein; erst nach wechselnd langer Zeit schwellen die Zellen etwas an und runden sich etwas ab, so daß die Trennungsstelle ein wenig eingezogen erscheint. Mit Eintritt dieser Abrundung kann man gewöhnlich darauf rechnen, daß innerhalb der nächsten 10—12 Stunden die Kopulation in Gang kommt.

Oft kann sich eine einzelne Zelle durch Abrundung an ihren Enden vom übrigen Mycel fast vollständig trennen (Fig. 23b); das weitere Schicksal solcher Zellen habe ich nicht verfolgt. Alle diese Verhältnisse sind aus den Abbildungen, die bis auf Weglassung der Protoplasmastruktur naturgetreu sind, ohne weitere Hinweisungen leicht zu ersehen.

Bei der Schilderung der Struktur der Hyphen kann ich mich kurz fassen. Die Membran ist dünn, farblos (nur ausnahmsweise so dick wie auf Fig. 24 und dann leicht gelblich) und anscheinend strukturlos. Dabei scheint sie ziemlich fest und widerstandsfähig zu sein; sie behält auch in leerem Zustand ihre Form bei und fällt erst beim Konservieren zusammen; nach mehrwöchigem Liegenlassen in Wasser habe ich keine Veränderung an ihr bemerkt. — Die alveoläre Struktur des Protoplasmas ist stellenweise sehr deutlich und auch im Leben zu erkennen; andere Male wird sie durch die Vakuolen undeutlich, und am häufigsten wird sie durch das Auftreten gewisser Körnchen verdeckt. Diese Körnchen, rund, oval, stäbchenförmig oder auch unregelmäßig geformt, liegen regellos im Protoplasma zerstreut und sind mehr oder weniger stark lichtbrechend; neben ganz winzigen Körnchen erreichen manche die Größe des Karyosoms; sie leisten den bei der Konservierung benutzten Rea-

gentien Widerstand und färben sich bei den angewandten Kernfärbungsmethoden ebenso stark und oft selbst stärker als das Karyosom. In den wachsenden Hyphen habe ich bei Beobachtung eines einzelnen Körnchens wohl manchmal eine geringe Bewegung selbst ohne Zuhilfenahme des Zeichenapparates erkennen können; eine eigentliche Protoplasmaströmung jedoch habe ich hier so wenig wie in irgend einem anderen Entwicklungsstadium des Basidiobolus gesehen.[1])

In manchen meiner Kulturen, die bei reichlicher Nahrung offen in der feuchten Kammer lagen, so daß die Luft gut hinzutreten konnte, gestaltete sich das Wachstum wieder anders (Fig. 25 bis 27). Nach Vierteilung der Darmform nämlich schreitet die Zellteilung noch weiter, es bilden sich 8 bis 16 und noch mehr Zellen (Fig. 25), die zum Teil sarcineartig angeordnet sind, zum Teil mehr neben einander sich lagern. Bei diesen vielzelligen, drusigen Gebilden liegen nur einige Zellen, wie bisher beschrieben, mit ihren Scheidewänden breit an einander, während andere durch stärkere Abrundung in weniger innigem Zusammenhang mit den übrigen stehen. Die Zellen keimen nun aus, wobei im Gegensatz zur vorher beschriebenen Wuchsform das Protoplasma oft aus dem kugeligen Anfangsteil nicht herausfließt, und jede Kolonie stellt dann ein recht dichtes und umfangreiches Büschel kurzer Keime dar. Zur Ausbildung längerer Hyphen habe ich es nicht kommen sehen, dafür sind aber auch größere protoplasmaleere Strecken selten. Es tritt nun bald in den meisten der kurzen Hyphen Zellteilung ein und danach Kopulation. — Die auf Fig. 26, 27 dargestellten Kolonien gehören zu den kleineren Exemplaren einer fünftägigen Kultur.

In manchen Kulturen kam es nicht zur Kopulation, sondern es trat ein Ereignis ein, das der bei Protozoen bekannten Encystierung im vegetativen Zustande entspricht, und ich behalte daher diese Bezeichnung bei. Die Encystierung (Fig. 28) trat in Kulturen ein, die ich ihrer geringen Verdünnung nach gerade für besonders gut ernährt hielt, sowohl bei freiem Luftzutritt wie auf der Schulzeschen feuchten Kammer; das allen Gemeinsame war, daß irgend ein anderer Pilz sich sehr schnell und in großen Mengen entwickelte, und vielleicht steht die Encystierung hiermit in Zusammenhang. Eben wegen der starken Überwucherung und auch wegen der offenen Kultivierung habe ich die betreffenden Exemplare im Leben nur mit schwacher Vergrößerung untersuchen können und so ist mir nichts

[1]) Nachtrag: Bei dem im Frühjahr beobachteten stärkeren Wachstum war auch die Protoplasmaströmung bedeutend lebhafter.

an ihrer Struktur aufgefallen. Nachdem es zur Bildung vielzelliger Drusen gekommen war, wie bei der eben beschriebenen Wuchsform, keimten die Zellen nicht aus, sondern rundeten sich ab, und dasselbe geschah an den Zellen der schon gebildeten Hyphen und es kam nicht zur Kopulation. Im fixierten und gefärbten Präparat findet man dann die verschiedenen Stadien der Encystierung. Während manche Zellen nur viel dunkler gefärbt sind als gewöhnlich und auch die alveoläre Struktur des Protoplasmas noch halbwegs erkennen lassen, besitzen andere schon ein dichtes, sehr intensiv gefärbtes Protoplasma ohne erkennbare Struktur, durchsät mit zahlreichen, die Kernfärbung stark annehmenden, stark lichtbrechenden Körnchen. Die Membran solcher Zellen ist mehr oder weniger stark verdickt. Der Kern ist zu erkennen, zeigt seine achromatische Zone und ist verhältnismäßig klein. Auffällig ist, daß in manchen dieser kleinen Kerne zwei Karyosome liegen; diese bilden flache Scheibchen, die in der Mitte des Kerns quer zur Längsachse der Zelle parallel neben einander liegen. — An den fertig encystierten Zellen ist die Hülle etwa 2 μ dick und undurchlässig, so daß die Zellen bei der Konservierung schrumpfen. Die dünne äußerste Schicht nimmt die Farbe an, die Hauptmasse der Hülle bleibt ungefärbt. Der ebenfalls ungefärbte Zellinhalt besteht aus dichtgedrängten rundlichen, farblosen Körperchen von mäßigem Lichtbrechungsvermögen, jedes ein stark lichtbrechendes Körnchen enthaltend. Vom Kern ist an den Totalpräparaten nichts zu sehen. — Das weitere Schicksal solcher encystierten Zellen habe ich nicht verfolgt.

Was die Kernverhältnisse der vegetativen Formen anbetrifft, so ist zunächst hervorzuheben, daß die Zellen stets einkernig sind. Der Kern nimmt meist annähernd die Mitte der Zelle ein und ist am lebenden wie gefärbten Objekt gewöhnlich mit auffälliger Deutlichkeit zu sehen. Manchmal freilich ist die achromatische Zone nur wenig ausgeprägt, und wenn dann das Protoplasma etwas dunkler ist, stark lichtbrechende und färbbare Körnchen in erheblicher Menge und Größe vorhanden sind, so erfordert das Auffinden des Kerns schon einige Aufmerksamkeit. Er hat meist die Gestalt einer Kugel oder die eines Ellipsoids, dessen große Axe nur wenig länger ist als die kleine; andererseits findet man in selteneren Fällen einen erheblich in die Länge gezogenen Hyphenkern, dessen Länge das 2—3fache seiner Breite beträgt. Amöboide Bewegungen des Kerns habe ich nicht beobachtet. Was die Anordnung der einzelnen Teile betrifft, so verhält sich der Kern wie der der Darmform, und ich habe den Fig. 1, 7, 9, 24 entsprechende Kerne beobachtet.

Ich komme nunmehr zur Schilderung der vegetativen Kernteilung. Diese habe ich am lebenden Objekt ein einziges Mal in ihrem ganzen Verlauf ununterbrochen verfolgt, und zwar an einem Exemplar der Darmform, aus dem am 17. November dem Darm frisch entnommenen Kotballen in einem der Präparate, die ohne Verdünnung zwischen Deckglas und Objektträger ausgebreitet und mit Wachs umschlossen worden waren. In diesem Präparat waren schon zahlreiche Entwicklungsstadien wie Fig. 19c, als ich am 19. Nov. gegen $3^1/_2$ Uhr nachmittags eine noch ungeteilte Darmform in Beobachtung nahm. Die Zelle selbst war kugelig, Kern wie Karyosom waren etwas in die Länge gestreckt, und in der Mitte des Karyosoms glaubte ich eine quere, seichte Furche zu sehen; allmählich wurde die Furche tiefer und deutlicher, und um $4^1/_2$ Uhr war das Karyosom leicht semmelförmig. Im Laufe der nächsten zwei Stunden wurde nun unter zunehmender Streckung von Kern und Karyosom die Einschnürung immer tiefer, so daß um $6^1/_2$ Uhr das Karyosom aus zwei an der Berührungsstelle etwas abgeflachten Kugeln bestand. Die achromatische Zone war deutlich wie zuvor und zeigte keinerlei Einschnürung oder Scheidewand. Etwa um 6 Uhr 35 Min. wurde nun der ganze Kern sehr schnell undeutlich, ich beobachtete unablässig, konnte aber weder den Kern finden noch im Protoplasma irgend welche Bewegungserscheinungen wahrnehmen, bis nach circa 5 Minuten plötzlich in entgegengesetzten Hälften der kugeligen Zelle je ein dunkles Kügelchen lag, an Größe etwa der Hälfte des früheren Karyosoms entsprechend; nach schätzungweise einer Minute, um 6 Uhr 40 Min., war dann auch jedes Kügelchen von einem deutlichen hellen Hof, der achromatischen Zone, umgeben. Zwischen den beiden achromatischen Zonen sah ich einen feinen dunklen Faden ausgespannt, der allmählich resorbiert zu werden schien; jedenfalls konnte ich den sicheren Zeitpunkt seines Durchreißens oder Verschwindens nicht feststellen. Um 7 Uhr, als der Faden schon verschwunden war und nachdem ich eben in der Mitte zwischen den beiden Kernen einige Vakuolen gesehen hatte, sah ich undeutlich eine an der Peripherie der Zelle beginnende Scheidewand, die nach wenigen Augenblicken ihre volle Ausbildung und definitive Deutlichkeit erreichte. Die Kerne lagen der Scheidewand nicht an, sondern lagen in der Mitte zwischen ihr und der Zellwand. Die Kugelgestalt der ursprünglichen Zelle wurde durch die Teilung nicht verändert. Zur Weiterentwicklung kam es nicht, da aus Luft- oder Wassermangel alle in dem Präparat enthaltenen Exemplare zu Grunde gingen. Es ist daher wohl möglich, daß die beobachtete Kernteilung

nicht ganz der Norm entspricht und unter günstigeren Verhältnissen schneller und vielleicht auch etwas anders verläuft, wofür die gefärbten Präparate zu sprechen scheinen.

Beim Studium an gefärbten Präparaten ist es sehr störend, daß während der vegetativen Kernteilung und auch noch in den jungen Teilzellen das Protoplasma die Farbe ebenfalls sehr intensiv annimmt und festhält; die besten Resultate habe ich mit Boraxkarmin erhalten und die nun zu beschreibenden Beobachtungen sind sämtlich bei dieser Färbung gemacht. Am empfehlenswertesten scheinen mir die Kulturbedingungen, unter denen es zur Drusenbildung kommt, da man bei der lebhaften Vermehrung der Zellen am meisten Aussicht hat, eine größere Zahl von Kernteilungen zu finden.

Man findet zunächst zahlreiche Zellen, in denen das Karyosom bedeutend vergrößert ist (Fig. 45), und zwar offenbar nicht durch Flüssigkeitsaufnahme, sondern durch Zunahme an färbbarer Substanz, denn es ist nicht vakuolär; da die Größe des Kerns als Ganzes sich nicht nachweisbar ändert, ist dieses große, intensiv gefärbte Karyosom nur von einer ganz schmalen achromatischen Zone umgeben. Danach streckt sich der bisher kugelige Kern samt dem Karyosom in die Breite, d. h. senkrecht zur späteren Teilungsrichtung, und in diesem Stadium ist das Karyosom häufig deutlich alveolär; die Alveolen sind dann in Längsreihen angeordnet (in den auf Fig. 46 und 47 dargestellten Zellen waren es je vier Reihen). In Fig. 47 scheint sich eine Zweiteilung des Karyosoms vorzubereiten; die Alveolen der beiden mittleren Reihen sind langgezogen, und dies in Verbindung mit einer undeutlichen, längsverlaufenden Körnchenreihe ruft den Eindruck einer Trennungslinie hervor. Ist diese Deutung richtig, dann wäre das ein Vorstadium zu dem auf Fig. 48 abgebildeten. Die färbbare Substanz hat sich in zwei Teile geteilt, die als breite Platten (auf dem optischen Durchschnitt als Streifen erscheinend) parallel neben einander liegen. Die Dicke dieser Platten beträgt etwa 1 μ, sie sind recht dicht und lassen eine Struktur nicht erkennen. Die beiden Platten sind durch eine einzige Alveolenreihe von einander getrennt und nur in der Mitte durch einen gefärbten Faden verbunden, der einem Alveolarseptum entspricht; auch ein Teil des daneben liegenden Septums ist gefärbt, doch reicht dieser Faden nicht von einer Platte zur anderen. In Fig. 49 liegen zwischen den beiden Platten schon zwei Alveolenreihen; einen verbindenden Faden habe ich in diesem Falle nicht sehen können. Wenngleich eine ausgesprochene Kernmembran nicht wahrnehmbar

ist, ist dennoch die Kerngrenze deutlich zu erkennen. Der Kern hebt sich als hellere Masse vom dunkleren Protoplasma ab und sein ungefärbter Teil sitzt als Kalotte jeder der beiden gefärbten Platten auf. Auch in diesen Kalotten ist die alveoläre Struktur deutlich ausgesprochen. Dies beschriebene Zweiplatten-Stadium scheint in kurzer Zeit durchlaufen zu werden; wenigstens habe ich es im Gegensatz zu den abgebildeten vorhergehenden und nachfolgenden Zuständen nur selten gesehen.

Noch schneller scheint der Übergang zu dem auf Fig. 50 abgebildeten Stadium zu erfolgen; ein solches Übergangsstadium habe ich überhaupt nicht gefunden und so muß ich hier eine große Lücke unausgefüllt lassen.[1] In Fig. 50 sind nämlich schon vier chromatische Platten vorhanden, die je zu zweien bei einander liegen, und zwar ist jedes Paar von zwei verschiedenen Platten gebildet, die ihr Gegenstück im anderen Paar haben. Die inneren, durch einen breiten Zwischenraum von einander getrennten Platten stellen breite, planparallele Gebilde dar, die in ihrem ganzen Aussehen den bisher beschriebenen des Zweiplattenstadiums zu entsprechen scheinen. Die zwischen ihnen liegende Substanz ist etwas dunkler gefärbt als das Protoplasma und besteht aus einer vierfachen Alveolenreihe; in der Mitte sind zwei gefärbte, die Platten verbindende Fäden sichtbar, die in ihrem Verlauf den Alveolarsepten folgen. Nach außen von diesem inneren Paar breiter Platten liegt, von ihnen durch eine einfache Alveolenreihe getrennt, je eine schmalere, dünnere, aber ebenso stark gefärbte Platte, die mit der Alveolenreihe zusammen eine der inneren aufsitzende Kalotte bildet. Hier und da kann, einem Alveolarseptum entsprechend, ein Faden chromatischer Substanz äußere und innere Platte verbinden. Alle vier zusammen bilden annähernd eine Ellipse. Eine Kerngrenze außerhalb dieser Ellipse ist nicht zu erkennen. Ob nun die inneren Platten denen des Zweiplattenstadiums entsprechen und die äußeren an der Kerngrenze neu entstanden oder von ihnen abgespalten worden sind, oder ob die äußeren den früheren entsprechen und die inneren aus einer zwischen ihnen aufgetretenen und nun geteilten Äquatorialplatte hervorgegangen sind, das zu entscheiden fehlen mir die Unterlagen. In Fig. 51 sind die beiden Plattenpaare ebenfalls deutlich zu erkennen. Die beiden Kernhälften sind weiter auseinander gerückt, die zwischen ihnen liegenden Al-

[1] Eine Anzahl Präparate mit zahlreichen vegetativen Kernteilungen wurde noch vor beendetem Studium aus Unvorsichtigkeit zerstört, sonst hätte ich vielleicht auch die fehlenden Stadien noch gefunden.

veolen, in vier Reihen angeordnet, sind in die Länge gestreckt, so daß die ganze dunklere Verbindungsmasse längsfaserig aussieht; auch zwei, wenn auch nicht ganz kontinuierlich gefärbte Fäden sind noch sichtbar. Die äußere, nach außen gewölbte Platte und die innere stehen durch gefärbte Fäden mehrfach in Verbindung und sind stellenweise mit einander verschmolzen. Bei weiter fortschreitender Teilung (Fig. 52) wird die Verbindung beider Platten eine noch innigere, doch bleibt die Zusammensetzung jeder Kernhälfte aus zwei Teilen zu erkennen. Die weiter auseinander gerückten Hälften sind noch durch einen dunkleren Strang verbunden, in dem ich irgend welche Struktur nicht habe erkennen können. In Fig. 53 sind die Tochterkerne vollkommen von einander getrennt, sie bestehen jeder noch aus zwei die Farbe mit gleicher Intensität annehmenden Teilen. Die Form der Kerne ist in diesem Stadium wechselnd, doch ist ihre von einander abgewandte Seite meist gewölbt. Das Protoplasma endet am Kern mit einem Alveolarsaum, eine achromatische Zone ist noch nicht gebildet. Senkrecht zur Teilungsrichtung, der späteren Scheidewand entsprechend, ist das Protoplasma vakuolisiert. Ich habe dieses Stadium verhältnismäßig häufig gesehen, einen Übergang aber zwischen ihm und dem fertigen Kern nicht gefunden. Nach vollendeter Teilung (Fig. 54) und Scheidewandbildung besteht wieder jeder Kern aus Karyosom und scharf umgrenzter achromatischer Zone wie am Anfang.

Die Kopulation und die Zygoten.

Ich habe schon hervorgehoben, daß beim Basidiobolus lacertae die Kopulation zwischen Schwesterzellen stattfindet, d. h. zwischen Zellen, die durch Zweiteilung einer Mutterzelle entstanden sind. Das kann so weit gehen, daß manchmal eine Zelle der Darmform sich teilt und daß nun, ohne erst weiter auszuwachsen, die noch halbkugeligen Tochterzellen mit einander kopulieren. Sehr übersichtlich sind die Verwandtschaftsverhältnisse beim reduzierten Wachstum in destilliertem Wasser, und hier habe ich Kopulation ausnahmslos nur zwischen Schwesterzellen gefunden (Fig. 18). Nur bei dem üppigen Wachstum unter Drusenbildung (Fig. 26, 27), bei dem ebenfalls die Schwesternnatur der kopulierenden Zellen meist nicht zweifelhaft ist, kommen vereinzelt Fälle vor, die auch eine andere Deutung zulassen. In Fig. 27 habe ich mit a auf diejenigen kopulierenden Paare hingewiesen, die sicher Schwestern sind. Schwieriger ist die Deutung bei b, wo die kopulierenden Zellen

den Ausgangspunkt zweier zweizelliger Zweige bilden: hat eine hier liegende Zelle sich geteilt und hat jede dieser Teilzellen dann die distale Zelle des Zweiges hervorgebracht, dann wären die Mutterzellen der kopulierenden Zellen Schwestern, sie selbst also Cousinen; hat dagegen eine hier liegende Zelle zunächst die distale Zelle des einen Zweiges gebildet, dann die des anderen und dann erst durch neue Teilung die jetzt kopulierenden Zellen geliefert, dann wären diese Schwestern. Durch eine ähnliche Überlegung läßt sich finden, daß die bei c kopulierenden Zellen entweder Tante und Nichte sind (d. h. also, daß eine von zwei Schwesterzellen sich vor der Kopulation noch einmal geteilt hat) oder ebenfalls Schwestern. Diese prinzipiell nicht bedeutungslose Frage ließe sich nur durch Verfolgung der Abstammung während der Entwicklung entscheiden.

Ob nun die Zellen Schwestern sind oder nicht, jedenfalls müssen es zur Kopulation Nachbarzellen sein. Im übrigen können sie sich recht verschieden verhalten, können gerade oder im Winkel aneinander liegen, können ganz kurz oder sehr lang oder gar verzweigt sein (Fig. 30). Die Größe der beiden kopulierenden Zellen ist oft sehr ungleich (Fig. 33, 35), daß aber die als weibliche zu bezeichnende, in die das Protoplasma der anderen Zelle einfließt, von vornherein die größere sei, läßt sich als gesetzmäßig nicht nachweisen. Auch die Anzahl der der Kopulation vorausgehenden Zellteilungen ist nicht gesetzmäßig, wie aus der Schilderung des Wachstums ohne weiteres zu entnehmen ist.

Was nun die Kopulation selbst resp. die Richtungsteilung betrifft, so gehören dazu einige Vorbereitungen: es müssen die Ausstülpungen gebildet werden, in denen die Richtungsteilung stattfinden soll, die Kerne müssen herankommen und das Protoplasma muß gesammelt werden. Um gleich mit dem letzten zu beginnen, so ist ein besonderes Sammeln des Protoplasmas oft nicht nötig, wie beim reduzierten Wachstum oder in Fällen wie Fig 23 b. Sind dagegen die Zellen länger gestreckt, wie in Fig. 29 u. 30 (auch in Fig. 40 ist an den leeren Hyphen noch die Ausdehnung der zur Kopulation gelangten Zellen zu erkennen), dann sammelt sich das Protoplasma in der Nähe der Scheidewand an und die entfernteren Partien werden zunächst vakuolisiert und dann ganz leer von Protoplasma. Es findet dabei offenbar auch eine Verdichtung des Protoplasmas statt, denn die Ausdehnung der sich füllenden Zellteile geht dem Einfließen aus den entfernteren Teilen nicht parallel. Die Geschwindigkeit, mit der das Protoplasma heraufließt, ist nicht sehr bedeutend; in dem in Fig. 29a—c abgebildeten Falle näherte sich in der Zelle

links das Ende des Protoplasmas der Scheidewand in der ersten Stunde der Beobachtung um 10 μ, in der zweiten um 5 μ; in einem anderen Exemplar in noch früheren Stadien betrug diese Annäherung in drei Stunden 25 μ.

Das allmähliche Heranrücken der sonst ungefähr die Zellmitte einnehmenden Kerne und ihr Hineinwandern in die Ausstülpungen ist aus den Fig. 31—34, 29a und b ohne weiteres zu ersehen. Ich habe einmal festgestellt, daß in einer Zelle von 30 μ Länge, an der eine Ausstülpung noch nicht begonnen hatte, der Kern sich in $2^3/_4$ Stunden der Scheidewand um 5 μ näherte.

Die mehrfach erwähnten Ausstülpungen (Fig. 29—35) werden von den beiden kopulierenden Zellen gleichzeitig gebildet und auch immer von beiden nach der gleichen Richtung. Sie haben allermeist eine gemeinsame Scheidewand, die die direkte Fortsetzung der Zellscheidewand ist; nur in seltenen Fällen lassen sie an ihrer Basis eine Lücke zwischen sich (Fig. 30), und daß sie soweit von einander entfernt gewesen wären, um sich überhaupt nicht zu berühren, habe ich nie beobachtet. Die Ausstülpung wird unabhängig vom Kern gebildet, der erst nachträglich in sie hineinwandert. Die verschiedenen Ausbildungs- und Formverhältnisse sind außer an Fig. 29—35 noch an zahlreichen anderen Figuren beider Tafeln zu erkennen. Es kommen alle Übergänge vor zwischen langen, scharf abgesetzten Ausstülpungen (Fig. 34), die den Zellen aufsitzen wie der Dampfdom auf der Lokomotive, und solchen, die flach und ohne scharfe Grenze in die Zelle übergehen (Fig. 65). Die Zellmembran scheint an der Spitze der Ausstülpungen die geringste Festigkeit zu haben, wenigstens fließt beim Zerdrücken der Zellinhalt meist an dieser Stelle aus. Das Protoplasma im Innern der Ausstülpungen zeichnet sich am lebenden wie am gefärbten Präparat meist, und zwar auch schon vor Einwanderung des Kerns, durch hellere Färbung und größere Durchsichtigkeit aus, so daß sich häufig die achromatische Zone des Kerns von ihm kaum abhebt.

Ist nun der Kern in die Ausstülpung eingewandert, so kommt es hier nach Verlauf von mehreren Stunden zur generativen Kernteilung. Während dieser der Teilung vorangehenden Zeit nimmt der Kern an Größe zu, insbesondere wird die achromatische Zone viel breiter, was im Leben (Fig. 29c) wie an gefärbten Präparaten (Fig. 55, 56) deutlich zu sehen ist. Die weitere Teilung geht sehr schnell vor sich, sie ist daher im Leben oft nicht leicht zu beobachten und man muß für die Fixierung des Präparates den richtigen Moment unter mikroskopischer Kontrolle abpassen. Am

empfehlenswertesten, weil am meisten übersichtlich und am gleichmäßigsten, scheinen mir für diesen Teil der Untersuchung die Kulturen mit reduziertem Wachstum, während bei üppigem Wachstum der Eintritt der Kopulation zeitlich zu sehr schwankt und die dicht liegenden Zellen sich gegenseitig decken. Die Färbung mit Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin giebt klarere Bilder, als die mit Boraxkarmin.

Es ist mir einmal gelungen, die ersten Stadien der Teilung am lebenden Objekt zu verfolgen. Die Kerne lagen jeder in der Ausstülpung, ich sah das ovale, nur mäßig stark lichtbrechende Karyosom, vermochte aber die achromatische Zone von dem umgebenden besonders durchsichtigen Protoplasma nicht abzugrenzen. Das eine Karyosom streckte sich nun mit großer Geschwindigkeit stark in die Länge, so daß es stäbchen- oder walzenförmig wurde, und blieb dann einige Augenblicke unverändert; bald jedoch sah ich die Seitenränder der Walze dunkler werden und diese dunklere Masse sammelte sich als ob sie in fließender Bewegung wäre von den Enden her in der Mitte an, um hier ein die Breite der Walze an beiden Seiten überragendes Querband zu bilden. Bald wurde nun die Walze undeutlicher und als ich schnell ein bereitstehendes anderes Okular genommen hatte, waren in dieser kurzen Zeit aus dem einen dunklen Querband zwei geworden. Der andere Kern war unterdes in das Stadium der Walze mit einem dunklen Querband eingetreten. Der ganze Vorgang hatte kaum 5 Minuten gedauert. Hier brach ich die Beobachtung ab, um das Präparat schnell zu fixieren; ich fand denn auch u. a. das in Fig. 62 abgebildete Exemplar, kann aber nicht sagen, ob es wirklich das von mir im Leben beobachtete ist.

Ich komme nun zur Beschreibung der generativen Kernteilung, wie sie sich an gefärbten Präparaten darstellt. In Fig. 55 sind beide Karyosome auffällig groß, in der Richtung der Ausstülpungen gestreckt, und zeigen sehr deutliche alveoläre Struktur; die achromatische Zone ist schmal und besteht nur aus einer einzigen Alveolenreihe. Späterhin wird die achromatische Zone breiter und erscheint bei Färbung mit Eisenhämatoxylin wie mit einer Membran gegen das Protoplasma abgegrenzt (Fig. 56, 57). Das Karyosom, etwas in die Länge gestreckt, ist aus zwei färberisch differenten Substanzen zusammengesetzt; im linken Karyosom von Fig. 56 ist eine regelmäßige Anordnung noch nicht zu erkennen, eine heller gefärbte Substanz bildet unregelmäßige Vakuolen in einer dunkleren; weiter fortgeschritten ist die Sonderung schon in Fig. 57 links, wo die stark gefärbte Substanz zwei größere Stellen schwach gefärbter

frei läßt. Fig. 56 rechts bildet dann den Übergang zu Fig. 57 rechts, wo in dem am meisten gestreckten Karyosom die Trennung auch am weitesten fortgeschritten ist; das ganze Karyosom bildet hier eine schon annähernd walzenförmige, schwach gefärbte Masse, und nur nach den Enden zu, diese selbst aber frei lassend, liegt je eine Region dunkler Substanz. Ich habe diese Sonderung nur bei Anwendung von Eisenhämatoxylin gefunden. Weitere Übergänge von diesem zu dem nun zu beschreibenden Stadium habe ich in gefärbten Präparaten nicht gefunden. Man sieht nämlich nun einen Ring, durch den ein walzenförmiger Körper hindurchgeht (Fig. 58, 59, 62); dieser Ring, vollkommen geschlossen, scheint in der Teilungsrichtung fein gestreift und gekörnt zu sein, doch nicht derart, daß man von Chromosomen reden könnte. Die Breite des Ringes variiert etwas, ist aber stets nur gering, und auch sein Umfang ist wechselnd. Mit Hämatoxylin färbt sich der Ring intensiv, mit Eisenhämatoxylin schwächer. Die hindurchgehende Walze füllt den Ring nicht immer vollkommen aus; das eine Mal im Verhältnis zu ihrer Breite sehr lang, ist sie andere Male wieder kurz und dick. Die Enden der Walze sind gerade oder schwach konvex, und während die übrige Walze die Kernfarbe nicht annimmt, färben sie sich mit Hämatoxylin schwächer als der Ring, mit Eisenhämatoxylin dagegen sehr intensiv. Die Walze kann leicht geknickt sein (Fig. 58 rechts); sie läßt manchmal Alveolarstruktur deutlich erkennen (Fig. 59, 62 rechts). Die stark gefärbte Substanz an den Enden ist nicht homogen, sondern besteht aus größeren, manchmal ebenfalls zu einem Ring angeordneten Bröckeln und Körnern, deren Ausläufer sowie auch einzelne isolierte Partikelchen sich auch auf der übrigen Oberfläche der Walze finden können.

Ring und Walze bilden manchmal deutlich den innersten Teil des im übrigen hellen, alveolären, aber meist nicht scharf umgrenzten Kerns (Fig. 59); häufiger noch ist nur eine den Walzenenden aufsitzende hellere Kalotte als dem Kern zugehörig zu erkennen (Fig. 62 rechts), während ich in dem auf Fig. 58 abgebildeten Fall außer Walze und Ring nichts vom Kern finden konnte. Das umgebende Protoplasma zeigt eine regelmäßige alveoläre Anordnung, und eine Andeutung von Plasmastrahlung habe ich weder in diesem noch in einem anderen Stadium gefunden.

Das Stadium in Fig. 62 links ist leicht als Weiterbildung der eben beschriebenen zu erkennen; es wird offenbar sehr schnell durchlaufen und ich habe es nur dies eine Mal gefunden. Um den mittleren Teil der schmalen Walze liegen hier zwei große, aber dünne,

schwächer gefärbte Ringe parallel zu einander, jedenfalls durch Spaltung eines einzigen Ringes entstanden; irgend welche Verbindungen der Ringe unter einander oder mit der Walze sind nicht wahrzunehmen, also nichts, was sich als Mantelfasern oder dergleichen deuten ließe. — Ich habe dann weiterhin einige Male Stadien gefunden, in denen die den Seitenplatten zu vergleichenden Ringe weiter aus einander gerückt zu sein schienen, so daß an jedem Pol der Teilungsfigur zwei färbbare Substanzen lagen, während die Stelle der Walze von einer Sanduhrfigur mit helleren Kugeln und etwas weniger hellem Mittelstück eingenommen war; die gefärbten Massen entsprachen etwa dem Äquator der Kugeln; leider waren die betreffenden Exemplare zu ungünstig gelagert und gefärbt, als daß ich es mit genügender Sicherheit hätte erkennen und durch Zeichnung wiedergeben können. Doch kann die Teilung nach dem Auftreten von Walze und einem Ring auch noch anders ablaufen, wie aus den Fig. 60 und 61 hervorgeht, die einen verhältnismäßig nicht seltenen Befund darstellen. Auch hier sieht man drei färbbare Massen, dem Ring und den beiden Walzenenden entsprechend, aber die durch den Ring hindurchgehende Walze fehlt. Die mittlere Substanz ist manchmal eine kontinuierliche Platte (Fig. 61), andere Male aber ein Ring mit größerem oder kleinerem Lumen (was in Fig. 60 wegen der Breite des Ringes nicht perspektivisch dargestellt werden konnte). Bei Hämatoxylinfärbung färben sich die drei Massen etwa gleich stark, bei Anwendung von Eisenhämatoxylin färben sich wieder die äußeren sehr intensiv, während die mittlere blasser bleibt. Die Kerngrenze kann dabei sehr deutlich erhalten sein (Fig. 61), andere Male sieht man dagegen nur die äußere gefärbte Substanz von einer helleren Masse umgeben, die an die Kugeln der erwähnten Sanduhr erinnert. Eine Struktur zwischen den gefärbten Substanzen ist manchmal nicht zu erkennen; andere Male sind sehr deutliche Alveolenreihen zwischen ihnen zu sehen. Es ist nun zu erwarten, daß die mittlere gefärbte Substanz sich teilt, und wirklich zeigt sich in Fig. 60 rechts eine beginnende Längsspaltung; aber ein etwa der Fig. 62 links entsprechendes Vierplattenstadium ohne Walze habe ich nicht gefunden.

Das nächst beobachtete Teilungsstadium kann als Weiterentwicklung jeder der beiden beschriebenen Modifikationen angesehen werden (Fig. 63). Es sind jetzt vier gefärbte Gebilde vorhanden, je zwei an jedem Pol der Teilungsfigur dicht an einander gelagert, von Walze oder Sanduhr ist nichts mehr zu erkennen. Mit Eisenhämatoxylin färben sich die äußeren, einander abgewandten Platten

intensiv, die inneren blasser; bei Anwendung von Hämatoxylin gerade umgekehrt, das äußere Paar blaß, und das innere dunkel, oder beide Paare gleich stark. Aber auch bei gleich starker Färbung ist die Zusammenlagerung zweier Substanzen an jedem Pol durch eine zwischen ihnen verlaufende helle Trennungslinie deutlich. Der Raum zwischen den beiden inneren Platten wird durch deutliche, aber stark in die Länge gestreckte Alveolen ausgefüllt (in Fig. 63 vier Reihen); durch die Streckung der Alveolen wird der Eindruck einer Längsfaserung hervorgerufen. Die in der Richtung der Platten verlaufende Grenze der beiden mittleren Alveolenreihen kann etwas dunkler gefärbt sein. Den äußeren Platten sitzt kappenförmig eine Masse auf, die sich teils durch andere Farbennuance, teils durch etwas andere Anordnung der Alveolen vom umgebenden Protoplasma unterscheidet. Das Erhaltensein einer das Ganze umgebenden Kerngrenze habe ich in diesem Stadium nicht gefunden. Die aus zwei Platten bestehende Tochterkernanlage rundet sich nun ab (Fig. 64), wobei eine mehr oder weniger deutliche alveoläre Anordnung der Substanz sichtbar werden kann, die beiderseitigen Tochterkerne rücken aus einander, zunächst noch durch einige stärker gefärbte Fäden mit einander verbunden, dann aber vollkommen getrennt. Damit ist die Teilung vollzogen. Das eine Paar Tochterkerne bleibt in den Ausstülpungen zurück, das andere Paar wandert in das Innere der Zelle zurück, um sich dann zusammen mit dem Protoplasma in einer der beiden Zellen zu vereinigen.

Anhangsweise will ich hier die auf Fig. 68 abgebildeten Kerne schildern. Beide Kerne liegen in den Ausstülpungen und heben sich, besonders der rechte, durch einen breiten, ungefärbten, radiäre Alveolarsepta aufweisenden Ring förmlich plastisch vom umgebenden Protoplasma ab. Links ist das Karyosom semmelförmig. Rechts wird das Centrum des Kerns von einem stark gefärbten, unregelmäßig geformten Gebilde eingenommen, das nach mehreren Seiten spitze Fortsätze zeigt. Der übrige Teil beider Kerne ist dunkler gefärbt, als man es bei der achromatischen Zone meist sieht, alveolär gebaut und macht einen sehr dichten Eindruck. Eine Deutung für diesen auffälligen Befund, den ich nur dies eine Mal gemacht habe, vermag ich nicht zu geben.

Um nun zunächst das Schicksal der in den Ausstülpungen zurückbleibenden Tochterkerne zu verfolgen, so rundet sich die Masse unter Verschmelzung der beiden Substanzen zur Kugel ab, doch habe ich die Ausbildung eines normalen Kerns mit achromatischer Zone nicht beobachtet. Dieser rudimentäre Kern bleibt von einer

kleinen Menge alveolären Protoplasmas umgeben (Fig. 18, 67) und wird von der übrigen Zelle durch eine besondere Scheidewand abgekammert oder auch nicht. Die Entstehung dieser Scheidewand habe ich nie beobachtet und ich habe auch keine Anhaltspunkte dafür gewinnen können, daß an ihrer Bildung der Kern beteiligt sei; es ist freilich möglich, daß die verhältnismäßig ziemlich zahlreichen Kernteilungen, die ich etwa im Stadium von Fig. 35 und 64 gesehen habe, und in denen von einer Querscheidewand niemals etwas angedeutet war, zufällig immer gerade Zellen betrafen, in denen die Abkammerung überhaupt ausgeblieben wäre. Der Kern mit dem zugehörigen Protoplasma geht zu Grunde und das ganze Gebilde entspricht vollkommen dem, wofür der Name Richtungs- oder Pol-Körperchen oder -Zelle eingebürgert ist, und auch ich wende daher die Bezeichnung Richtungszelle an. Im Leben habe ich an den Richtungszellen nichts weiter bemerken können, als daß der Kern im Laufe der nächsten Stunden undeutlicher wird, und daß innerhalb von zwei Tagen etwa Kern wie Protoplasma verschwindet (Fig. 18). In gefärbten Präparaten findet man die Masse des Kerns körnig-vakuolär angeordnet (Fig. 66), später wird er kompakter und gegen das Protoplasma, das seine alveoläre Struktur verloren hat, weniger scharf abgegrenzt. Der Kern wird weiterhin unregelmäßig geformt, seine färbbare Substanz diffundiert in das umgebende Protoplasma, so daß man schließlich in den Ausstülpungen nur eine undefinierbare, diffus gefärbte Masse findet.

Die erhalten bleibenden, zur Vereinigung in einer Zelle bestimmten beiden anderen Tochterkerne zeigen während ihrer Wanderung, die ziemlich schnell zu erfolgen scheint, zunächst noch jeder die Zusammensetzung aus zwei Teilen, die schon von einem helleren Hof, als ob eine achromatische Zone sich bildete, umgeben sein könnnen (Fig. 65). Lagen schon beide Kerne in einer Zelle, dann habe ich nie andere als fertig ausgebildete Kerne gefunden (Fig. 67), mit auffällig kleinem, aber einheitlichem Karyosom und breiter, alveolärer achromatischer Zone, mit der sie sich an einander legen. Ich will hervorheben, dass die Alveolen der achromatischen Zone ziemlich deutlich waren, und daß ich glaube, die Anwesenheit eines verschlungenen, mit Chromatinscheiben besetzten Fadens in den von mir untersuchten Kernen mit Sicherheit ausschließen zu können. Die Untersuchung wird freilich recht erschwert dadurch, daß im Leben das Protoplasma körnig und undurchsichtig wird, was sich an gefärbten Präparaten durch das Auftreten immer zahlreicherer, die Kernfarbe intensiv annehmender Körperchen äußert (Fig. 65, 67).

Es ist schon wiederholt erwähnt worden, daß die Vereinigung in eine Zelle dadurch erfolgt, daß in der Scheidewand der beiden kopulierenden Zellen ein Loch entsteht, durch welches Protoplasma und Kern der einen in die andere einfließt. Hierbei muß eine Verdichtung der Substanz stattfinden, da die Zelle sich durch die Aufnahme beider Protoplasmen nicht entsprechend vergrößert. Das Loch verhält sich sehr wechselnd; die einen Male ziemlich klein, wird es andere Male durch Auflösung der ganzen Scheidewand gebildet, und nur im Bereich der Ausstülpungen bleibt die Scheidewand, so weit meine Beobachtungen reichen, ausnahmslos erhalten. Auch zeitlich variiert das Auftreten des Loches und die beginnende Vereinigung der Protoplasmen sehr bedeutend; einerseits schon vor Beginn der Kernteilung weit kommunizierend (Fig. 18a, 34 u. a.), können andererseits noch in den Endstadien der Teilung die Zellen vollkommen getrennt sein (Fig. 35).

Ist nun Kern und Protoplasma beider Zellen in einer vereinigt und hat sich das Loch in der Membran wieder geschlossen, (was in dem auf Fig. 18 abgebildeten Falle erst 20 Minuten nach beendetem Übertritt des Protoplasmas geschehen war), so ist damit eine Zygote gebildet (Fig. 18 d—f. 67, 36—40). Die Zygote ist ihrer Entstehung gemäß charakterisiert durch die ihr anhaftenden geleerten Zellteile und Hyphen sowie durch die Ausstülpungen von der Richtungsteilung her. Diese Ausstülpungen werden, auch wenn sie nicht durch eine Querwand abgekammert wurden, niemals in die Wandung der Zygoten mit einbezogen, sondern bleiben wochenlang als leere Anhängsel bestehen.

Die junge Zygote unterscheidet sich in der Art ihrer Hülle zunächst noch gar nicht von den übrigen Zellen, wohl aber durch ihren Inhalt, der, wie schon erwähnt, dunkel granuliert und undurchsichtig wird, so daß auch von der alveolären Struktur kaum etwas zu erkennen ist. Bald jedoch beginnt die Hülle sich zu verdicken und hat schon nach 24 Stunden (Fig. 18e) einen bräunlichen Farbenton; das Protoplasma ist noch undurchsichtiger und dunkler geworden, die Stelle, an der der Kern (oder die zusammenliegenden Kerne) bisher gesehen wurde, ist durch einen helleren Fleck markiert. Nach weiteren 24 Stunden (Fig. 18f) hat die Hülle schon eine Dicke von etwa 2 μ, sie ist stärker gelbbraun und besteht aus einer dünnen äußeren, dunkleren und einer dicken inneren, lichter gefärbten Schicht, die gegen den Zellinhalt mit scharfer, dunkler Grenzlinie abgesetzt ist. An der Bräunung kann auch die anhaftende leere Hülle des anderen Paarlings in wechselndem Maße teilnehmen,

ebenso die Querscheidewand der abgekammerten Ausstülpungen; eine Bräunung der Spitze der Ausstülpungen habe ich dagegen nie beobachtet.[1]) Einer etwas älteren Zygote entspricht Fig. 36. Die Hülle, bis über 3 μ dick, in verschiedener Intensität gebräunt, glattwandig, mehr oder weniger abgerundet, entspricht noch der an jüngeren Exemplaren beobachteten, ebenso der granulierte Zellinhalt mit dem hellen Fleck. In der Folgezeit nimmt nun die Braunfärbung der Hülle, besonders in ihren äußeren Schichten noch zu, und die Oberfläche wird meistens durch das Auftreten planer oder konkaver Facetten polyedrisch (Fig. 37a). In dem granulierten Protoplasma treten größere und kleinere, teils rundliche, teils längliche und dann radiär gestellte hellere Körperchen auf, die gegen die Umgebung aber nicht scharf abgegrenzt sind. Der helle Fleck in der Mitte ist noch deutlich erhalten. Bei weiterer Feuchthaltung der Kultur blaßt nun allmählich die Hülle, besonders in ihren inneren Schichten, wieder ab (Fig. 37b), die hellen Körperchen, die sich zu vermehren scheinen, umgeben sich mit einer scharfen, stark lichtbrechenden Umgrenzung und der helle Fleck wird undeutlicher. Unter weiterer Aufhellung der Hülle und vollkommenem Schwinden des hellen Fleckes wandeln sich schließlich (Fig. 37c) die hellen Körperchen zu rundlichen oder ein wenig polyedrischen, deutlich begrenzten Gebilden von mäßigem Lichtbrechungsvermögen um, deren jedes in seinem Innern ein bis zwei kleine, sehr stark lichtbrechende Körnchen besitzt. In den nächsten Wochen verschwinden diese stark lichtbrechenden Körnchen wieder und die rundlichen Körperchen erscheinen schwächer lichtbrechend als die Reste granulierten Protoplasmas, in die sie eingebettet sind (Fig. 38, 39). In der Hülle treten bei längerem Aufbewahren manchmal einige Längsspaltungen ein (Fig. 39). Die erwähnten Körperchen füllen meist die ganze Zelle ziemlich dichtliegend aus, andere Male aber sind sie recht weit aus einander gelagert und es bleiben dann noch größere Mengen granulierten Protoplasmas sichtbar.

Während die Mehrzahl der Zygoten die geschilderten Veränderungen durchmacht, können andere Exemplare in derselben Kultur ohne längere Sporenruhe oder Austrocknung auskeimen. Die Hülle wird dünner, bleibt aber gefärbt, und wird durch den austretenden Keimschlauch mit einem mehr oder weniger umfangreichen

[1]) Es kommt vor, daß in die Zygote nicht das gesamte Protoplasma des anderen Paarlings einfließt; dieser unverbrauchte Rest umgiebt sich dann ebenfalls mit einer dicken braunen Hülle. Dies ist ein Beispiel für Membranbildung ohne Beteiligung des Kerns.

und klaffenden Riß gesprengt. Doch habe ich niemals eine Weiterentwicklung gesehen, unter Plasmaauflösung und Auftreten von Brown'scher Molekularbeweguug starb der junge Keimling regelmäßig ab. Ob das an der Erschöpfung des Nährsubstrates lag, oder ob darin ein Hinweis auf eine normale andersartige Entwicklungsweise (z. B. Wirtswechsel) zu erblicken ist, kann ich nicht entscheiden. Durch mehrtägiges Austrocknen der Zygoten in Zimmerluft wurde hieran nichts geändert.

Bei feuchter Aufbewahrung bleiben die Zygoten mit den wohlerhaltenen Hyphen und Ausstülpungen in Zusammenhang (Fig. 40), während diese Teile nach mehrwöchiger Austrocknung nicht zu erkennen sind. Was die Ausstülpungen betrifft, so sind auch an der fertigen Zygote die verschiedenen Modifikationen deutlich zu erkennen, lang mit Querscheidewand (Fig. 38), kürzer (Fig. 36) und ganz kurz und stumpf ohne Querscheidewand (Fig. 39).

Bei der Konservierung und Färbung erweist sich die Hülle der Zygoten als sehr undurchlässig; die Hülle selbst färbt sich freilich, und zwar mit Eisenhämatoxylin sehr intensiv, aber eine Kernfärbung ist mir an Totalpräparaten nicht gelungen, auch wenn die Farbe eingedrungen war. Der Inhalt bestand aus polyedrischen und rundlichen, schwach gefärbten Körpern, ähnlich wie in Fig. 28 oder 37c, jeder mit 1—2 sehr stark lichtbrechenden Körnchen, von denen es sich manchmal nicht entscheiden ließ, ob ihr Rand nur durch Lichtbrechung so dunkel erschien, oder ob sie auch Farbe angenommen hatten. Ich bekam solche Bilder, auch wenn die betreffenden Zygoten in frischem Zustande etwa Fig. 36 entsprochen hatten. Auch die wenigen Schnittpräparate, die ich anfertigen konnte, gaben keinen Aufschluß über die Kernverhältnisse.

Die Conidien.

Unter geeigneten Bedingungen, d. h. wenn die Kultur offen gehalten wird, so daß die Hyphen nach oben wachsend in die Luft treten können, werden von dem aus der Darmform hervorgegangenen Mycel auch Conidien gebildet; ich habe hierüber keine Detailbeobachtungen angestellt, will aber der Vollständigkeit halber dies Kapitel nicht ganz übergehen; auch ist gerade dieser Teil der Entwicklung bei Basidiobolus ranarum von Eidam eingehend untersucht worden.

Wenn die Hyphe als dünner Stiel ein Stück in die Luft gewachsen ist, dann bildet das Ende eine cylindrische Anschwellung.

an beiden Enden zugespitzt, mit einer am schmalen Ende aufsitzenden, zunächst ganz kleinen und dann gelblichen Kugel. Diese Kugel wächst nun zur Dicke der cylindrischen Anschwellung heran und erscheint ebenso wie diese bei auffallendem Licht silberglänzend. Später wird unter eigentümlicher, von EIDAM genauer studierter Formveränderung der Anschwellung (Basidium) diese mitsamt der Kugel (Conidie) von der Hyphe hinweggeschleudert, und man findet dann beide in ziemlich großem Umkreis um die Kultur liegen. Hierbei können sich Conidie und Basidie trennen, bleiben aber nach meinen Beobachtungen wohl annähernd ebenso oft mit einander verbunden. Form- und Größenverhältnisse variieren in weiten Grenzen. Die von der Conidie getrennte Basidie entspricht etwa der in Fig. 42 abgebildeten, mit dem Unterschied, daß sie an der Spitze geschlossen ist: ein etwa 25 μ langes Gebilde, dessen eine Hälfte von einem dickwandigen, dunkleren, an seinem offenen Ende häufig etwas ausgeweiteten Schaft gebildet wird, auf den mit einer ringförmigen Einschnürung als zweite Hälfte eine mehr oder weniger schlank ausgezogene, dünnerwandige kuppelartige Spitze aufgesetzt ist. Das Basidium kann, auch wenn es mit der Conidie in Zusammenhang geblieben ist, die beschriebene Gestalt haben; oft ist dagegen in solchem Fall die Kuppel nicht voll ausgebildet, sie kann sogar ganz fehlen und der Schaft sitzt dann vermittels der ringförmigen Einschnürung oder selbst unmittelbar der Conidie an. Die Conidie selbst ist eine auf einer Seite etwas abgeplattete, auf der entgegengesetzten Seite papillenartig ausgezogene Kugel (Fig. 43, 44) von etwa 20—40 μ Durchmesser. Die glattwandige, ungefärbte Hülle kann ausnahmsweise eine Dicke von mehr als 1 μ erreichen und wird dann nach der Papille zu dünner; meist ist sie jedoch ziemlich zart. Ein kleines Zäpfchen habe ich weder an der Papille der Conidie noch an der Spitze des Basidiums gesehen. Der Zellinhalt ist im Leben dunkel granuliert, nach der Papille zu regelmäßig heller werdend, ohne erkennbare Alveolarstruktur. In der Mitte etwa ist ein meist nicht scharf konturierter heller Fleck, in dem nur selten mit Sicherheit ein Kern zu erkennen ist. Bei Anwendung von Kernfärbungen färbt sich das Protoplasma außerordentlich intensiv mit, wobei die Papillengegend bedeutend heller bleibt; die Alveolarstruktur des Protoplasmas ist trotz der dunklen Färbung meist zu erkennen. In der Mitte liegt der kleine (in Fig. 43 etwa $^1/_8$ des Zelldurchmessers betragende) Kern, bestehend aus Karyosom und umgebender deutlich alveolärer achromatischer Zone, deren Begrenzung aber nicht scharf ist. Der Kern stammt aus dem Mycel, aus dem

26*

er zusammen mit dem Protoplasma durch das Basidium eingewandert ist, ein Vorgang, dessen Endstadien die Fig. 41 nnd 42 illustrieren mögen.

Die in die fenchte Kultur gefallenen Conidien gingen zum Teil unter Auftreten großer, runder Vakuolen bald zu Grunde, andere keimten, noch andere blieben längere Zeit unverändert, um dann schließlich anch zu Grnnde zu gehen. An der Austrittsstelle des Keimes zeigt die Membran der Conidie, ähnlich wie die der Zygote und im Gegensatz zur Keimung der Darmform, einen klaffenden Riß. Auch bei der Keimung der Conidien habe ich eine Weiterentwicklung nicht beobachten können, vermutlich wegen Erschöpfung der Nahrung. Eine Übertragung der Conidien anf neue Nahrung habe ich nicht gemacht; wohl habe ich vergeblich versucht, durch leichte Berührung mit einem Deckglas die noch nicht abgeschleuderten Conidien zn isolieren, aber anf die naheliegende Idee, die Abschleuderung selbst zur Gewinnung von Reinknlturen zu benutzen, bin ich leider nicht gekommen.

Vergleichung und Deutung der Befunde.

Wende ich mich nun dazu, meine Befunde in ihren Einzelheiten unter einander nnd mit denen anderer Untersucher zu vergleichen, so kann es zunächst nicht zweifelhaft sein, daß der eben beschriebene Pilz der Gattung Basidiobolus angehört. Diese Gattung, von Eidam entdeckt und beschrieben, wurde bisher nur im Magen- und Darminhalt sowie den Exkrementen von Fröschen und Eidechsen gefunden und danach die beiden Species als B. ranarnm nnd B. lacertae nnterschieden.[1]) Die Gattung wird charakterisiert durch ein septiertes, aus einkernigen Zellen bestehendes Mycel, an dem sich zweierlei Fruchtformen, Conidien und Zygoten, bilden können; das Mycel kann auch unterdrückt werden, und dann bilden sich die genannten Fruchtformen direkt aus dem Ausgangsmaterial. Die Conidie bildet sich als eine einkernige Zelle als Luftform auf einem cylindrisch angeschwollenen Basidium, mit dem zusammen sie unter charakteristischer Formveränderung des letzteren abgeschlendert wird; eine Trennung von Conidie und Basidie kann hierbei eintreten oder unterbleiben. Die Zygote entsteht durch Kopulation zweier im Mycel benachbarter Zellen (oder zweier Zellen, die durch Teilung

[1]) An der Disknssion über die Frage, ob die Einreihung der Gattung Basidiobolus nnter die Entomophthoraceen berechtigt ist, kann ich mich als Nichtbotaniker nicht beteiligen.

des Ausgangsmaterials hervorgegangen sind) unter Ausbildung zweier neben einander liegender, schnabelartiger Ausstülpungen, in denen durch indirekte Kernteilnng eine zu Grunde gehende Zelle abgeschnürt wird, wonach Protoplasma und Kern der beiden kopulierenden Zellen in eine von ihnen zusammenfließen; die so gebildete Zygote nmgiebt sich mit einer branngelben Hülle. Es ist ersichtlich, daß diese aus Eidam's Beschreibnng abstrahierte Charakterisierung vollkommen auf den oben geschilderten Pilz zntrifft.

Ich sagte, die beiden Species des Basidiobolus würden nach ihrem Fundort nnterschieden. Eidam, der einzige mir bekannte Untersncher des B. lacertae, führt freilich einige besondere Merkmale für diesen an, die mir aber nach meinen Beobachtungen und bei der großen Variabilität des Basidiobolus als zur Charakterisierung nicht ansreichend erscheinen; es mag dies daran liegen, daß Eidam seine kurzen Bemerkungen über den B. lacertae auf Grund eines sehr spärlichen Materials machen mußte. Die angegebenen Merkmale sind: 1. „die Eigentümlichkeit, daß öfters einzelne seiner (sc. des Mycels) Zellen . . . . mit auffallend dicker, schwach geschichteter Membran sich umgeben und so eine Art von Dauerzustand angenommen hatten“; 2. „die Basidien erscheinen schlanker, besonders ist deren Knppel mehr in die Länge gezogen und das Zäpfchen an der Spitze von sehr feiner Beschaffenheit“; 3. „die Dauersporen sind rund oder häufig oval und besonders charakteristisch durch den zwar vorhandenen, aber nur äußerst kurzen Schnabel. Dieser besteht aus zwei Fortsätzen, die stets der Endzellen[1]) entbehren und aus breiter Basis plötzlich spitz zulaufen, so daß sie mehr pyramidenförmig erscheinen und ihr Aussehen ein ganz anderes ist wie bei B. ranarum“.

Hierzu ist zu bemerken: ad 1. Das Auftreten von Zellen mit dicker Membran, die nicht durch Kopulation entstanden waren, hat unter gewissen Bedingungen Raciborski auch beim B. ranarum beobachtet; ich komme darauf später noch zurück. ad 2. Die Form des abgeschleuderten Basidium ist nicht immer die gleiche; die von mir gesehenen Basidien hatten größere Ähnlichkeit mit denen, die Eidam vom B. ranarum abbildet, als mit seiner Fig. 25 Taf. XII, die sich auf B. lacertae bezieht. ad 3. Form und Größe der schnabelartigen Ausstülpungen sowie ihre Abkammerung durch eine

[1]) Der Ausdruck „Zelle“ ist hier offenbar in der ursprünglichen botanischen Bedeutung gebraucht; denn daß nur die leeren Ausstülpungen gebildet worden seien und daß die Kopulation ohne Hervorbringung von Richtungszellen stattgefunden habe, wird Eidam wohl kaum angenommen haben.

Querscheidewand ist ebenfalls sehr wechselnd; meine Fig. 39 entspricht aufs genaueste der von Eidam abgebildeten (Fig. 23 Taf. XII) Zygote von B. lacertae, während andererseits z. B. meine Fig. 37 und 38 in der Art der Ausstülpungen ebenso genau den Abbildungen der Zygoten von B. ranarum entsprechen.

Es bleibt also vorläufig, so lange Herkunft und vollständiger Entwicklungskreis des Basidiobolus nicht bekannt sind, der Fundort in Frosch und Eidechse das einzige sichere Unterscheidungsmerkmal; ob dies nach botanischen Grundsätzen zur Aufstellung zweier Species genügt, muß der Entscheidung der Fachleute vorbehalten bleiben.[1])

Vielleicht unterscheiden sich die beiden Species aber außerdem auch noch durch die Form, in der sie im Darm vorkommen. Über die Darmform des B. lacertae konnte Eidam aus Materialmangel nichts aussagen, da das einzige Mal, wo ihm frische Eidechsenfäces zur Verfügung standen, der Basidiobolus nicht darin enthalten war; dagegen hebt er ausdrücklich hervor, daß er wiederholt frischen Magen- und Darminhalt des Frosches durchsucht hätte, ohne jemals die Sporen des Basidiobolus finden zu können, die aber doch darin sein mußten, da sich in den durchsuchten Massen in den nächsten Tagen der Basidiobolus entwickelte. Es ist also vielleicht möglich, daß der B. ranarum im Darm des Frosches in anderer, schwerer auffindbarer Form vorkommt, als der B. lacertae in der Eidechse, denn daß dem aufmerksam beobachtenden Eidam Gebilde wie die von mir gesehene Darmform entgangen sein sollten, kann ich mir nicht wohl denken. Dabei giebt aber Eidam an, daß jede der entstehenden Hyphen von einer kugligen Auftreibung ausging und hält es daraufhin für zweifellos, daß dieselben aus Conidien und zwar aus den abgerundeten Teilzellen derselben hervorgekommen sind. Ob der Basidiobolus im Froschdarm als Dauerform vorkommt, giebt weder Eidam an, noch die anderen Untersucher.

Es entsteht nun also die Frage: was ist die Darmform? Sind es speziell etwa Conidien? Nach Eidam, der vielfach, und nach Raciborski und Fairchild, die ausschließlich mit Kulturen gearbeitet haben, die aus abgeschleuderten Conidien gezogen waren, haben thatsächlich die Conidien und meine Darmform auffällig vieles gemeinsam.[2])

---

[1]) Die Möglichkeit, daß meine Eidechsen etwa beide Species des Basidiobolus beherbergt hätten, ist nicht mit Sicherheit auszuschließen; bemerken will ich, daß Frösche auf der Insel Figarola nicht vorkommen.

[2]) Ich glaube im folgenden B. lacertae und B. ranarum ohne weiteres mit einander vergleichen zu dürfen.

Aus der Conidie kann ein Mycel entstehen, das wiederum Conidien zur Ausbildung bringt, und Zygoten; die Conidie kann sich dabei teilen und man erkennt später noch den Ausgangspunkt der ganzen Kultnr an den leeren Hüllen, genau wie bei der Darmform. Die Conidie kann sich vor der Teilung in drei und vier Zellen teilen, die zunächt ebenfalls ihre Form behalten, sich aber schneller und stärker abzurunden scheinen, als ich es bei der Darmform beobachtet habe. Es bestehen auch noch andere Abweichungen: daß die Darmform oder eine ihrer Teilzellen 3—4 Keimschläuche getrieben hätte, wie es Eidam von den Conidien abbildet, habe ich nie gesehen, und gar der auf S. 209 beschriebene, Taf. IX Fig. 2 abgebildete, prinzipiell interessante Fall ist mir vollkommen unverständlich: eine Conidie hat vier Keimschläuche getrieben; in den längsten derselben tritt der Zellkern ein, nnd erst 24 Minuten später, während der Kern im Keimschlauch weiter vorrückt, tritt im kugeligen Teil, also ohne Beteiligung des Kerns, eine Teilung ein. Dieser Vorgang wäre mir nur begreiflich, falls es sich um eine von einer Zygote hervorgebrachte, also zweikernige Conidie gehandelt hat, so daß der zweite Kern die Zellteilnng besorgt hätte. Ferner können die durch Zweiteilung einer Conidie entstandenen Tochterzellen unter Ausstoßung der Richtungszellen mit einander kopulieren und so eine Zygote bilden, wiederum wie die Darmform.

Trotz dieser Übereinstimmungen halte ich die Deutung der Darmform als Conidien für recht unwahrscheinlich. Die Beschreibung beider Gebilde sowie eine kurze Vergleichung der Fig. 1—3 mit Fig. 43 u. 44 läßt neben einer gewissen „Familienähnlichkeit" doch die Verschiedenheit deutlich hervortreten: die Conidien birnförmig, mit grobkörnigem, undurchsichtigem Protoplasma, der Kern im Leben nur als heller Fleck sichtbar, am gefärbten Präparat klein, unscharf begrenzt; dagegen die Darmform vollkommen rund, mit klarem, schön alveolärem Protoplasma, mit dem sehr großen, auffällig deutlichen Kern und großem Karyosom. Eine Verwechselung beider ist ganz ansgeschlossen, und die Conidie müßte sehr erhebliche Veränderungen durchmachen, um die morphologischen Eigenschaften der Darmform anzunehmen, wovon bisher nichts bekannt ist. Aber es besteht anch noch ein tiefgreifender funktioneller Unterschied: die Darmform ist eine Dauerform, die ich nach siebenwöchiger Austrocknung noch auskeimen sah, während Eidam von den Conidien angiebt, daß sie nach einer Trocknung von nur zehn Minuten zu Grunde gehen.

Plausibler erscheint es mir schon, die Darmform mit dem von

Raciborski beschriebeuen Palmellastadinm in Zusammenhang zu bringen. Nach Raciborski kommt es nämlich bei gewisser Zusammensetzung der Nährlösung nicht zur Bildung von Conidien und Zygoten, auch nicht zur Bildung längerer Zellen, sondern es entstehen durch immer wiederholte Teilungen in den verschiedensten Richtungen ganz unregelmäßige Zellgebilde, die sich mit einer dicken, geschichteten Membran umgeben. Bei neuen Teilungen bleiben dann die Teilzellen eine Zeitlang von der Membran der Mutter- oder Urmutterzelle umschlossen, werden dann aber durch Aufbrechen dieser Membran frei und runden sich ab; jede dieser nun runden Zellen kann sich durch eine Querwand in zwei halbkugelförmige Zellen teilen, die wieder durch das Abwerfen der Membran der Mutterzelle frei werden und sich abrunden. Leider macht Raciborski keine Angaben über den feineren Bau dieser Zellen des Palmellastadiums, doch scheinen, nach den beigegebenen Skizzen zu schließen, die freien Zellen große Ähnlichkeit mit meiner Darmform zu haben. Ist es nun aber an und für sich mißlich, derartige künstlich herbeigeführte Abnormitäten auf das natürliche Vorkommen zu übertragen, so stehen der Deutung der Darmform als Palmellastadium noch besondere Bedenken im Wege. Wäre die Darmform nach Art des Palmellastadiums entstanden, dann sollte man annehmen, daß die gefundenen Größenunterschiede der einzelnen Zellen erheblicher sein müßten, daß ich unvollkommen abgerundete oder gar noch von der gemeinsamen Membran der Mutterzelle umschlossene Zellen hätte das eine oder andere Mal finden sollen, was alles nicht der Fall war. Schwerer fällt ins Gewicht, daß nach Raciborski das Palmellastadium eine andere Vermehrungsweise als durch Palmellateilungen ausschließt, und daß selbst bei Übertragung in reines Wasser keine Zygoten gebildet werden, sondern erst bei Darbietung von Stickstoff und Kohlenstoff in anderer Form. Im Gegensatz hierzu sind bei meiner Darmform auch bei Belassung im unveränderten natürlichen Substrat sowie bei Verdünnung mit destilliertem Wasser niemals Palmellateilungen aufgetreten, sondern es kam zur Zygotenbildung. Darüber, ob das Palmellastadium eine Dauerform darstellt, die das Austrocknen verträgt wie meine Darmform, macht Raciborski keine Angaben.

Für die etwaige Annahme endlich, daß die Darmform eine umgewandelte Zygote sei oder mit der Encystierung in Zusammenhang stehe, fehlen alle Anhaltspunkte. Ich muß also die Frage nach der Herkunft der Darmform offen lassen.

Daraus folgt, daß ich auch nichts darüber aussagen kann, in

welcher Form der *Basidiobolus* in Frosch und Eidechse hineingelangt, ob die Zelle den Magendarmkanal unverändert passiert, oder ob während der Passage eine Veränderung an ihr erfolgt, oder ob sie sich überhaupt im Magendarmkanal weiter entwickelt, und ob diese Passage notwendig ist. Das eine jedenfalls ist jetzt nach Auffindung der Darmform klar und muß hervorgehoben werden: *es ist bisher nicht gelungen, die Darmform in künstlichen Knlturen wieder zu erzeugen, und der Entwicklungskreis des Basidiobolus ist daher noch nicht geschlossen.* Daher kann ich mich auch der von Eidam und Raciborski vertretenen Ansicht, daß der Basidiobolus ein Saprophyt sei, „dem gegenüber sich die ganze Rolle des Frosches nur auf die eines gefälligen Sammlers beschränke," nicht mit voller Sicherheit anschließen.

Auf das Vorhandensein noch anderer Entwicklungsmöglichkeiten scheint mir auch das Verhalten der Zygoten hinzuweisen; daß sie, wie Eidam meint, nur für die Überwinterung bestimmt seien, halte ich für unwahrscheinlich, da schon Eidam festgestellt hat, daß sie bei Züchtung auf natürlichem Nährboden auch schon im Frühjahr gebildet werden. Ein Teil von ihnen gelangt sogleich oder später spontan wieder zur Auskeimnng, während andere monatelang in Ruhe verharren; ein Teil von diesen ist durch Wechsel der Nährflüssigkeit zur Keimung zu bringen. Und die übrigen? Vielleicht liegt hierin ein Hinweis auf die Notwendigkeit einer neuen Darmpassage beim gleichen oder bei einem anderen Wirt. Ich hoffe, dieser Frage mit neuem Material noch einmal näher treten zu können.

Ich gehe nun zur Betrachtung des *Wachstums* über. Da ergiebt sich nun, daß der Basidiobolus außerordentlich variabel ist und daß allerlei Übergänge vorkommen von ganz kurzen, rundlichen Zellen bis zu langen Hyphen, die manchmal aus einer einzigen Zelle gebildet werden. Einige der Wuchsformen und ihre Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen habe ich ausführlicher geschildert; ich habe auch das Auftreten ganz auffallend dünner und verzweigter Hyphen einerseits beobachtet, wie auch andererseits ein Wachstum durch Aneinanderreihung kurzer, rundlicher Zellen nach verschiedenen Richtungen hin, die in ihrem Aussehen an Sproßpilze erinnerten (etwa wie Fig. 1, 2 bei Raciborski oder Fig. 10, Taf. IX bei Eidam). Ich habe derartige Einzelbefnnde übergangen, da bei der nicht genauer festgestellten Zusammensetzung des jeweiligen Nährsubstrates keine weiteren Schlüsse daraus zu ziehen waren; sie zeigten mir aber, daß der Basidiobolus auf Änderung der Ernährung sehr dentlich reagiert. Genauere Untersuchungen über die Beein-

flussung des Wachstums durch die Ernährung hat Raciborski angestellt, auf die hier verwiesen sei. Im großen und ganzen stimmen meine Befunde in Bezug auf das Wachstum mit denen von Eidam und Raciborski gut überein. Über den zeitlichen Ablauf des Wachstums habe ich in den betreffenden Abschnitten einige Angaben gemacht, aus denen hervorgeht, daß der Basidiobolus sich recht schnell entwickelt; freilich habe ich beim B. lacertae kein derart schnelles Wachstum gesehen, wie Eidam beim B. ranarum, der schon nach einem halben Tag „einen Kranz rapid wachsender Pilzhyphen“ bilden soll.

Einer besonderen Erwähnung an dieser Stelle scheint mir der Vorgang wert, den ich oben als Encystierung beschrieben habe und der vielleicht mit der Akinetenbildung zu vergleichen ist. Eidam erwähnt als besondere Eigentümlichkeit das B. lacertae, wie oben schon citiert, daß manche Zellen sich mit einer Membran umgeben und so einen Dauerzustand bilden; auf der beigegebenen Abbildung wird der Inhalt dieser Zellen ähnlich dem der Zygoten dargestellt, kein deutlicher Kern, statt dessen anscheinend ein heller Fleck. Raciborski beschreibt zwei Vorgänge, die zum Vergleich heranzuziehen sind, 1. bei stärkerer Konzentration der Nährlösung und bei Bakterienentwicklung, 2. bei Gegenwart von Ammoniak oder Aminen als Stickstoff- und einiger Zuckerarten als Kohlenstoffquelle. Die Bedingungen ad 1. erinnern an die Umstände, unter denen ich Encystierung auftreten sah. Nach Raciborski kann die Wandverdickung sehr bedeutend werden (bis 5 μ), und es sollen gewöhnlich starke Papillen und Zapfen in das Innere der Zelle vorspringen; es ist dies eine Art Dauerstadium, denn manche dieser Zellen waren noch nach 2 Monaten keimfähig, doch ist nichts darüber angegeben, ob sie Austrocknung vertragen. Bei den unter 2. genannten Bedingungen ist die Wandverdickung nur eine Durchgangsstufe und es kommt danach zur Palmellabildung. In beiden Fällen zeichnet Raciborski in seine Skizzen den Kern als deutlich hervortretend ein, scharf umgrenzt, mit großem Karyosom und achromatischer Zone. Meine Beobachtung paßt besser zu Eidam's Abbildung, wenigstens verhalten sich in den konservierten und gefärbten Präparaten die encystierten Zellen wie die Zygoten. Für den auffälligen Befund, daß der Kern der im Anfang der Encystierung befindlichen, noch färbbaren Zellen stets sehr klein war, und daß häufig das Karyosom aus zwei kleinen, neben einander liegenden Platten bestand, weiß ich keine Deutung.

Hiermit komme ich auf das wichtige Kapitel der Kernver-

hältnisse. Bei eingehenderer Untersuchung und Beschreibung von Kernen bildet die Nomenklatur und Deutung eine rechte Schwierigkeit; denn jede der angewandten Bezeichnungen wird wechselnd in morphologischer, physiologischer oder chemischer Bedeutung gebraucht, eventuell noch mit Ansehung der Färbungen als sichere chemische Reaktionen, und diese Bedeutungen fallen nicht immer zusammen. So kann dann jemand z. B. in Verkennung der Thatsache, daß er unter der morphologischen Bezeichnung „Nukleolen" eine Anzahl verschiedener Dinge zusammenfaßt, in großes Erstaunen geraten, wenn er merkt, daß diese Nukleolen in manchem, z. B. in der Färbung, sich verschieden verhalten können. Wenn man andererseits z. B. nach dem färberischen Verhalten alles, was sich mit Kernfarben färbt, als Chromatin, als Kernsubstanz ansehen wollte, käme man ebenfalls in große Schwierigkeiten. Ich habe mich in vorliegender Untersuchung einer morphologischen Ausdrucksweise befleißigt; für die allgemein gültige Bezeichnung „Binnenkörper" (Rhumbler) habe ich jedoch mit Rücksicht auf das Verhalten bei der Kernteilung den Namen Karyosom gewählt. Ich habe an entsprechender Stelle den sogenannten „ruhenden" Kern beschrieben und abgebildet; wie bei der großen Klarheit der Bilder kaum anders möglich, stimmt meine Beschreibung des Kerns mit der der Voruntersucher in den groben Umrissen überein: ein dunkler Binnenkörper, umgeben von einer helleren Zone.

Von weiteren Details bringt Eidam noch, daß der Kern von einer Zone körnigen Cytoplasmas umgeben sei, und daß er im Nukleolus öfters „ganz kleine Körnchengruppen" gesehen habe. Die auffällige Größe des Karyosoms hebt ebenso wie Eidam auch Fairchild hervor, der sich speziell mit dem Kern beschäftigt hat und daher auch noch weitere Einzelangaben macht. Seine Angabe, daß das Karyosom häufig vakuolisiert sei, kann ich bestätigen. In der umgebenden hellen Zone bildet nach Fairchild das Chromatingerüst ein Netz mit geschlossenen Maschen, öfters aber auch soll es in Form weniger langer, gewundener Fädchen vorhanden sein, die mit Chromatinscheiben besetzt sind.

Das Netz mit geschlossenen Maschen entspricht dem, was ich als Alveolarstruktur in vorliegender Untersuchung beschrieben und abgebildet habe, und ich kann Fairchild in diesem Punkte um so rückhaltsloser überzeugt beipflichten, als ich diese Struktur mit voller Deutlichkeit auch am lebenden Objekt gesehen habe; es ist daher für den Basidiobolus lacertae ausgeschlossen, die Alveolarstruktur als Produkt der Konservierung anzusehen. Fairchild's

gewundene Fädchen mit Chromatinscheiben dagegen habe ich weder an lebendem noch an fixiertem Material jemals gesehen, und ich glaube daher, die Entstehung dieser Gebilde auf seine Fixierungsmethoden zurückführen zu sollen. Was nun die Deutung des Netzwerks als Chromatingerüst anbelangt, so möchte ich mich auch hierin Fairchild nicht anschließen, denn wenn sich auch über die Sicherheit der Färbungsreaktionen streiten läßt, so nehme ich doch Anstand, gerade eine Substanz im Kern als Chromatin anzusprechen, die sich mit Hämatoxylin oder Boraxkarmin besonders wenig färbt. Und dies trifft nach meinen Beobachtungen auf das Maschenwerk zu. Die Alveolarsepta in der achromatischen Zone des Kerns färben sich nur ebenso stark oder gar schwächer als die des Protoplasmas, und nur an den Knotenpunkten und an der Kerngrenze sieht man (und auch das nicht ausnahmlos) den Kernfarbstoff intensiver annehmende Körnchen. Die Hauptmasse der färbbaren Substanz, also des Chromatins, befindet sich im Karyosom, zusammen mit einer weniger stark färbbaren. Das Verhalten beider Substanzen zu einander wechselt, und ich möchte hierin einen Ausdruck der Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma sowie auch der Kernfunktion erblicken. Bei größerem Material, als es mir zur Verfügung stand, halte ich den Kern der Darmform des Basidiobolus (die Conidien vertragen das Austrocknen nicht und der Kern tritt weniger deutlich hervor) für ein sehr empfehlenswertes Untersuchungsobjekt für derartige Studien. So legen z. B. manche strahligen Kernformen die Deutung nahe, daß dem Kern aus dem Zellleib neue färbbare Substanz zugeführt wird. Einige andere Formen habe ich abgebildet (Fig. 8, 9, 24), die ich mit der Funktion des Kerns beim Wachstum in Verbindung bringen möchte, ohne daß ich aber bei meinem geringen Material die Bedingungen für das Auftreten der verschiedenen Formen hätte sicherstellen können.

Eine solche Zusammensetzung des Binnenkörpers aus zwei verschiedenen Substanzen ist ein weit verbreitetes Vorkommnis, und ihre Trennung oder Vereinigung im Zusammenhang mit der Funktion findet in verschiedener Weise statt, z. B. Vereinigung beider vor der Kernteilung oder beim Hungern bei Actinosphaerium (R. Hertwig 98), umgekehrt Trennung beider als Einleitung zur Teilung im Keimfleck von Asteracanthion (O. Hertwig 93).

Die Bezeichnung des stark färbbaren Anteils als Chromatin bedarf keiner besonderen Begründung. Schwierigkeiten bereitet die Deutung des schwach färbbaren Anteils, um so mehr, als ich bei der Spärlichkeit meines Materials die beiden Substanzen nur färbe-

risch und nicht durch chemische Reaktionen von einander differenziert habe. Es wäre das Nächstliegende, in Anlehnung an die Auseinandersetzungen von R. Hertwig den nach Abzug des Chromatins restierenden Bestandteil des Binnenkörpers als die Substanz der „echten Nukleolen“ anzusehen, die R. Hertwig früher (98) im Anschluß an Zacharias als Plastin[1]), neuerdings (02) als Nukleolarsubstanz bezeichnet hat. Ich würde dies für fehlerhaft halten, da in der Bezeichnung Plastin oder Nukleolarsubstanz doch auch eine chemische und funktionelle Bedeutung liegt, die nicht auf alles, was morphologisch als Nukleolarsubstanz erscheint, zuzutreffen braucht. Der schwach färbbare Anteil des Binnenkörpers könnte ja auch die Substanz für ein „Nucleolo-Centrosoma“ oder für ein anderes bei der Karyokinese auftretendes Gebilde sein, dessen Funktion mit der der Nukleolarsubstanz zugeschriebenen Funktion, das Chromatin zu organisieren, nicht übereinstimmen würde. Thatsächlich tritt nun, wie ich oben beschrieben habe, bei der generativen Kernteilung des Basidiobolus lacertae ein solches Gebilde auf, das mir auf den schwach färbbaren Anteil des Karyosoms zurückführbar scheint. Ich kann also in diesem Falle trotz aller äußeren Übereinstimmung den zweiten Bestandteil des Karyosoms der Substanz der echten Nukleolen, dem Plastin oder der Nukleolarsubstanz nicht gleichsetzen, wenigstens nicht unter Annahme sämtlicher Bedeutungen.

Die Zellen des Basidiobolus werden allgemein als einkernig angesehen; hervorzuheben sind hier die interessanten Beobachtungen von Raciborski, daß unter gewissen Bedingungen (stärkere Konzentration der Nährlösung, Temperaturerhöhung) auch vielkernige Riesenzellen entstehen, die aber nicht entwicklungsfähig sind. Es erinnert dies lebhaft an die Vorgänge, wie sie R. Hertwig (02) an überfütterten Actinosphärien schildert, die unter Riesenkernbildung zu Grunde gehen. Raciborski giebt an, daß die zahlreichen Kerne durch normale Karyokinese entstehen. Wenn ich nun auch nicht Gelegenheit hatte, derartige vielzellige Riesenzellen zu beobachten, so sah ich doch häufig Dinge, die die Frage aufwerfen ließen, ob denn wirklich die Gesamtmenge der chromatischen Substanz in dem einen Kern enthalten sei. Bisher konnte man sich wohl damit begnügen, sobald ein morphologisch deutlicher Kern nachgewiesen war,

[1]) O. Hertwig bezeichnet die Substanz der echten Nukleolen als Paranuklein; aber nicht auf dieses bezieht er die Zacharias'sche Bezeichnung Plastin, sondern auf das Linin.

alle im übrigen etwa noch vorhandene mit Kernfarben sich färbende Substanz als irgend etwas anderes zu deuten (Reservestoffe, Dotterplättchen, meist achromatische Körperchen der Hefezellen); jetzt wird man im Hinblick auf den von Hertwig (02) aufgestellten Begriff der Chromidien immer mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß auch ein Teil dieser Substanzen sich als Kernsubstanz erweise. Bis jetzt sind freilich Chromidialbildungen nur bei einigen Rhizopoden bekannt; Schaudinn (03) hat weitere Beispiele von Rhizopoden beigebracht und die Theorie nach anderer Richtung fortgeführt. Er sieht (ähnlich wie es die Infusorien in anderer Form darbieten) in den Chromidien die von Generation zu Generation fortgeführte generative Kernsubstanz, aus der sich der bei geschlechtlichen Vorgängen funktionierende Geschlechtskern bildet, während der sonst funktionierende Kern ein vegetativer Kern ist. Man wird nun nicht annehmen können, daß eine derart grundlegende Einrichtung, wie es die Sonderung in vegetativen und generativen Kern darstellt, nur bei Infusorien und Rhizopoden bestehe, sondern wird, die Richtigkeit von Schaudinn's Deutung vorausgesetzt, erwarten müssen, ihr auch anderwärts in dieser oder anderer Form zu begegnen.[1]) Natürlich darf man aber, so lange wir keine als Chromatinreagens wirkende Farbe kennen, nicht alles, was sich mit Kernfarben färbt, als Kernsubstanz ansprechen wollen, sondern man wird jedes Mal durch Verfolgung der Entwicklung den Nachweis zu führen haben.

Ich habe bei der Beschreibung des B. lacertae erwähnt, daß während des Wachstums im Protoplasma Körperchen auftreten, die die Kernfarben sehr intensiv annehmen. Diese Körperchen erreichen manchmal die Größe des Karyosoms, können auch von einem helleren Hof umgeben sein, und ich bin wiederholt schwankend gewesen, ob ich solche Zellen wirklich als einkernig betrachten dürfte. Weiterhin kamen Zellen vor, in denen ich nur diese stark gefärbten Körnchen sah, und erst nach längerem Suchen fand ich dann den nur ganz blaß gefärbten Kern. Schließlich habe ich einige Male in gefärbten Präparaten Zellen gesehen, in denen ich überhaupt keinen Kern finden konnte; lasse ich die Zellen außer Betracht, deren Färbung

[1]) Ein solches Beispiel für eine andere Form der Sonderung bietet nach Schaudinn's (03) Darstellung die Entamoeba coli; hier ist während des ganzen vegetativen Lebens generative und vegative Substanz in einem Kern enthalten, und erst vor Beginn der geschlechtlichen Vorgänge tritt unter Chromidienbildung die Trennung ein; es entsteht dann ein generativer Kern und die vegetative Kernsubstanz geht zu Grunde.

nicht einwandsfrei war, oder die ihrer Lage nach der Beobachtung nicht aufs Beste zugänglich waren, dann bleiben vier Exemplare, die sich auf alle drei angewandten Färbungen verteilten und sich vollkommen gleichmäßig verhielten. Es handelte sich alle vier Male um Kopulationsstadien mit noch imperforierter Scheidewand, die Ausstülpungen etwa in dem Maße ausgebildet, wie Fig. 33. In beiden Paarlingen war gleichmäßig alle Male der Inhalt der Ausstülpungen hell gefärbt, wie gewöhnlich, das übrige Protoplasma nicht übermässig reich an gefärbten Körnchen, ein Kern nicht zu entdecken. Auch eine Beobachtung am lebenden Objekt kann ich beibringen: als das auf Fig. 29a wiedergegebene Exemplar schon in den äußeren Kontnren mit der Zeichnung übereinstimmte, suchte ich 10 Minuten lang vergeblich nach den Kernen (auch diese Zellen lagen, soweit sie Protoplasma enthielten, vollkommen frei); plötzlich sah ich sie beide in der gezeichneten Größe und Lage, nicht gerade auffällig deutlich, aber doch immerhin derart, daß ich mich wunderte, sie vorher übersehen zu haben. Freilich habe ich in gefärbten Präparaten nichts gesehen, das als in der Neubildnng begriffener Kern zu deuten gewesen wäre. Wenn ich also auch das Untergehen des alten und Auftreten eines neuen Kerns nicht nachweisen kann, so scheint mir nach Vorstehendem die Möglichkeit eines solchen Vorganges beim Basidiobolus nicht ausgeschlossen, wobei dann vielleicht auch den stark färbbaren Körperchen eine Rolle zukäme.

Sollte sich diese Vermutung bei weiteren hierauf zu richtenden Untersuchungen als zutreffend herausstellen, dann wäre damit ein Anhaltspunkt gegeben, den B. lacertae mit gewissen anderen Gebilden in Verbindung zu bringen, die ich gelegentlich gesehen habe. Wenngleich ich eine Zusammengehörigkeit noch nicht nachweisen, sondern nur auf Grund des gemeinsamen Vorkommens und einer gewissen äußerlichen Ähnlichkeit als möglich vermuten kann, will ich doch hier eine kurze Beschreibung der Dinge geben. In den frisch entleerten Fäces einer seit mehreren Wochen mit rohem Fleisch gefütterten Eidechse fand ich zweimal, und zwar das zweite Mal sehr reichlich, rundliche Zellen, die teils einzeln lagen, größtenteils sich aber in einer Anordnung befanden, die aufs vollkommenste dem Wachstum eines Sproßbildes entsprach. Es waren die verschiedensten Formen zu finden: Ketten von 10—20 Zellen, denen zum Teil auch noch mehrere seitliche Sprossungen aufsaßen, größere Zellen, die sonnenartig nach allen Seiten kleinere Zellen getrieben hatten und dergleichen. Einzelne Zellen waren stärker in die Länge gewachsen

und bildeten hinter einander liegend einen kurzen Faden. Die Größe der Zellen schwankte etwa von 10—30 μ; die meisten von ihnen enthielten eine große Vakuole, die bei der Vermehrung offenbar geteilt wurde; manche biskuitförmige Zellen hatten an jedem Ende eine Vakuole. Über die Kernverhältnisse konnte ich am lebenden Objekt nicht ins klare kommen; bei Hämatoxylinfärbung erschien rings um die Vakuole eine große Zahl gefärbter Bröckelchen und Stäbchen. Ich brachte einen Teil der Fäces auf die Schulze'sche feuchte Kammer, doch ging hier das Wachstum nicht weiter in Sproßpilzform vor sich, sondern die Zellen trieben nun jede eine oder mehrere dünne, lange, verzweigte Hyphen, die hier und da septiert waren; die Hyphen waren vielkernig, wurden nach der Spitze zu dünner und hatten an den dicksten Stellen große Ähnlichkeit mit stark körnigen Hyphen des Basidiobolus. Im Verlaufe einer Woche bildeten sich akrale und interkalare vielkernige Conidien, die fast den gesamten Inhalt der Hyphen in sich aufnahmen. Eine weitere Entwicklung habe ich nicht beobachtet. Den Hyphen und Conidien war ich auch in meinen Kulturen schon einige Male begegnet.

Ich komme nun zur Besprechung der Kernteilungen. Eigentümlicherweise ist die vegetative Kernteilung der Untersuchung schwerer zugänglich, als die generative, so daß Eidam sie gar nicht beobachten konnte und auch Fairchild sich auf einige kurze Bemerkungen beschränkt. Raciborski scheint den Verlauf der vegetativen Kernteilung zu kennen, wenigstens giebt er an, daß die Karyokinese bei Bildung der Riesenzellen genau so verlaufe, wie in den gewöhnlichen vegetativen Zellen; wie diese aber verläuft oder wo er sie etwa beschrieben gefunden hat, sagt er leider nicht. Einmal erwähnt er nebenbei „starke Ansammlungen des strahligen Archoplasma an den zwei Polen der noch runden und anscheinend ruhenden Kerne“ vor dem Eintritt der Teilung. Auch meine eigenen Beobachtungen sind noch nicht hinreichend vollständig, um die Richtigkeit der Vorstellung, die ich mir vom Verlauf der Kernteilungen gebildet habe, zu gewährleisten, und es wäre sogar möglich, die von mir beobachteten Stadien beider Teilungsarten zu einer einzigen Reihe zu kombinieren. Da ich bisher nur die einzelnen Stadien beschrieben habe, muß ich sie jetzt noch zu einem fortlaufenden Vorgang zusammenfassen.

Ich stelle mir nun die vegetative Kernteilung folgendermaßen vor. Das Karyosom hat sich durch die Lebensvorgänge der Zelle bedeutend vergrößert, und zwar nicht durch Wasseraufnahme.

sondern durch Zunahme seiner spezifischen Bestandteile. Die chromatische wie die schwach färbbare Substanz sind mit einander innig vereinigt gleichmäßig durch das ganze Karyosom verteilt. Dieses streckt sich senkrecht zur späteren Teilungsrichtung in die Breite, seine Substanz sammelt sich von der der späteren Teilungsebene entsprechenden Aquatorialgegend her in den queren breiten Hälften, und schließlich bildet dann das Karyosom zwei breite Platten, die in der Mitte durch einige Fäden verbnnden bleiben können. Während nun die Kernumgrenzung schwindet, entfernen sich die beiden Teilhälften von einander und es legt sich jeder von ihnen von anßen her eiue zweite Platte an, so daß ein Vierplattenstadium entsteht. Über die Herkunft der äußeren Platten kann ich nichts Sicheres aussagen. Gestützt auf R. Hertwig's (02) Auseinandersetzung über das Vorhandensein chromatischer Substanz im Protoplasma und auf die Thatsache, daß das Protoplasma der Basidioboluszellen während der Kernteiluug die Kernfarben besonders intensiv annimmt, erscheint mir die Vermntung möglich, daß vielleicht auf diese Weise dem Kern neues chromatisches Material zngeführt wird. Mit Polplatten möchte ich die änßeren Platten nicht homologisieren, da sie erst nach der eigentlichen Teilung auftreten. Die Teilhälften entfernen sich weiter von einander, wobei die zwischen ihnen liegenden Alveolen zu einem Strang ausgezogen werden, nnd durch Verschmelzung je einer äußeren und inneren Platte bildet sich ein neuer Kern; an der Scheidewandbildnng ist der Kern in morphologisch nachweisbarer Weise nicht beteiligt.

Sind meine Beobachtungen nnd ihre Deutung richtig, dann würde also die vegetative Kernteilung des B. lacertae der direkten Kernteilung sehr nahe stehen. Ich mnß freilich darauf hinweisen, daß Fairchild von einer vegetativen Teilung ein Dreiplattenstadium abbildet (Taf. XIV, Fig. 17), nnd daß das mit meiner eben gegebenen Darstellung nicht wohl vereinbar ist, man müßte denn annehmen, daß die äußeren Platten auch schon vor Teilung des Karyosoms in die beiden inneren Platten auftreten können; dann müßte Fairchild's Äquatorialplatte dem nngeteilten Karyosom entsprechen, aber dazu ist sie zu dünn. Daß das erste Plattenpaar die änßeren Platten bilde und nnn zwischen ihnen eine Chromatinmasse auftrete, mächtig geuug, nm die beiden inneren Platten in Fig. 50 ff. zu liefern, scheint mir auch nicht recht vorstellbar.

Fairchild hält die äußeren Platten für die Vereinigung der Enden der büschelförmigen Spindelfaserbündel, und hebt hervor, daß diese Polplatten bei der vegetativen Teilung besonders deutlich seien.

Ich habe Spindelfasern ebenso wenig gesehen, wie die von RACIBORSKI erwähnten Strahlungen.

Mit der generativen Kernteilung hat sich FAIRCHILD speziell befaßt, doch hat auch schon EIDAM einige Stadien beschrieben und abgebildet. Ich bin zu folgender Vorstellung vom Verlauf der generativen Kernteilung gekommen. Der in die Ausstülpung hineingewanderte, möglicherweise neu gebildete Kern wächst durch Vergrößerung des Karyosoms wie der achromatischen Zone zunächst heran. Wiederum sind im Karyosom anfangs die mit Kernfarben stark und schwach färbbaren Substanzen innig vermengt. Das Karyosom streckt sich nun in der Teilungsrichtung bedeutend in die Länge und gleichzeitig tritt eine Sonderung der beiden Substanzen ein, indem die schwach färbbare Substanz einen walzenförmigen Körper bildet, dessen Enden sich mit Eisenhämatoxylin sehr intensiv färben, während die stark färbbare (chromatische) Substanz sich als Ring in der Mitte der Walze sammelt. Danach teilen sich Walze wie Ring, aber unabhängig von einander, als ob also zwei Teilungen in einander geschachtelt wären, so daß die Teilung der Walze der des Ringes voraufgehen kann oder ihr folgen. Die Walze schnürt sich bei der Teilung unter Bildung einer Sanduhrfigur in der Mitte durch, und ihre Masse sammelt sich an den Enden als helle Kugel, deren Äquator die mit Eisenhämatoxylin intensiv färbbare Masse bildet. Der Chromatinring teilt sich durch Längsspaltung in zwei Ringe; ist die Teilung der Walze sehr früh erfolgt, dann kann der Chromatinring zu einer Platte zusammenfließen. Die Dauer des Bestehenbleibens der Kerngrenze wechselt sehr bedeutend. Die Tochterkernanlagen, jede aus dem Material eines Chromatinringes und einer Walzenhälfte zusammengesetzt, rücken aus einander, wobei die Chromatinmassen einander zugekehrt sind; zwischen ihnen kann ein chromatischer Faden ausgespannt bleiben. Beim weiteren Auseinanderweichen der Tochterkernanlagen werden die zwischen ihnen liegenden Alveolen in die Länge gezogen. Der eine Tochterkern geht mit einer gewissen Protoplasmamenge zusammen als Richtungszelle zu Grunde, der andere stellt einen Kern mit kleinem Karyosom und alveolärer achromatischer Zone dar.

Diese Darstellung weicht erheblich von der von EIDAM und FAIRCHILD gegebenen ab; doch will ich hervorheben, daß ich einen Teil von EIDAM's offenbar auf sehr guter Beobachtung beruhenden Abbildungen noch eher mit meinen Befunden vereinbaren kann, als FAIRCHILD's Darstellung. EIDAM hat aber zu wenig Stadien beobachtet, als daß sich daraus ein zusammenhängendes Bild gewinnen

ließe; dagegen muß ich Fairchild's Darstellung hier kurz resumieren. Nach Fairchild schwindet in der Prophase das Kernkörperchen, und „die einzelnen Chromosomen sammeln sich in der Mitte so an, daß sie mit einigen Lininfasern an der Kernwand aufgehängt erscheinen.“ Die Zahl der Chromosomen soll mindestens 20 betragen. Es entsteht, entsprechend der Größe des Kernkörperchens, das zur Bildung der Spindelfasern benutzt werden soll, eine sehr stark entwickelte Spindel; die Spindelfasern sind zu Bündeln angeordnet, die nach den Polen in Büscheln konvergieren. Jedes dieser Büschel soll in einem bestimmten, sich stärker färbenden Körper, vielleicht Centrosomen endigen. Die Tochterkerne sollen anscheinend jeder eine geringere Zahl von Chromosomen enthalten, als in der Äquatorialplatte vorhanden waren (Reduktionsteilung). Die Spindel soll beim Auseinanderweichen nicht zu einem Faden ausgezogen werden, sondern sich im Äquator bis zur Berührung der Zellwand ausbreiten und so eine Zellplatte bilden (ähnlich vielleicht auch bei der vegetativen Kernteilung). Die für die Kopulation bestimmten Tochterkerne zeigen nach Fairchild anfs deutlichste einen oder mehrere gewundene, gleichmäßig dicke Fädchen, an welchen in ziemlich großen Entfernungen von einander die Chromatinscheibchen als stärker sich färbende Körner leicht zu erkennen sind. — In der breiten Spindel mit der Äquatorialplatte ist wohl das Gebilde zu sehen, das ich als Walze mit Ring beschrieben habe; von allem Übrigen kann ich nichts mit meinen Befunden in Einklang bringen, so daß sich eine Einzelvergleichung erübrigt. Ich will aber noch einmal besonders darauf hinweisen, daß Fairchild's Material vom Frosch stammte und meins von der Eidechse; es wäre möglich, daß die beiden im übrigen anscheinend gleichen Species sich in der Kernteilung unterscheiden.[1])

Die generative Kernteilung ist also nach meiner Darstellung eine indirekte, die sich aber von der der Metaphyten erheblich unterscheidet. Der mechanischen Deutung des Vorganges stehen große Schwierigkeiten entgegen, da Gebilde (Strahlungen, Spindelfasern) denen man eine Zug- oder Druckwirkung zuschreiben könnte, nach meiner Darstellung fehlen, und so können auch all die Kernteilungstheorieen, die auf derartigen Bildungen beruhen, hier nicht zur Erklärung herangezogen werden. Den einzigen Anhaltspunkt für eine

[1]) Da Fairchild an Schnittpräparaten gearbeitet hat, habe ich einen Teil meiner Präparate wieder abgelöst und nach Paraffineinbettung geschnitten, aber bei der geringen Zahl der verfügbaren Exemplare kein Teilungsstadium in geeigneter Schnittrichtung getroffen. Die Tochterkerne in den jungen Zygoten entsprechen auch auf Schnitten nicht Fairchild's Darstellung.

mechanische Auffassung könnte die beschriebene Walze bilden, auf die ich hier deshalb noch einmal eingehen muß. Es drängt sich von selbst der Vergleich auf mit den bei Protistenkernteilungen schon in ziemlicher Anzahl bekannten ähnlichen, unter verschiedenen Bezeichnungen beschriebenen Gebilden, die zum Teil aufs Karyosom zurückzuführen sind (Euglena, Entosiphon), aber auch außerhalb des Kernes gelagert sein können (Surirella, Paramoeba); sie alle werden mit der Centralspindel homologisiert und sollen die Teilung leiten. Bei einer solchen Homologisierung der Walze würden dann die stärker färbbaren Enden den Polplatten und dergl. an die Seite zu stellen sein. Wie würde man sich nun bei einer solchen Auffassung die Beeinflussung der Teilung durch die Walze vorstellen sollen? Ich glaube, daß alle mechanischen Erklärungsmöglichkeiten in diesem Falle durch die beiden Thatsachen widerlegt werden, daß erstens der Chromatinring die Walze nicht immer fest anliegend umschließt und auch dann irgend welche an ihn ansetzende Fasern nicht zu erkennen sind, und daß zweitens die Teilung des Chromatinringes der Teilung der Walze vorangehen kann oder ihr folgen, so daß eine für den einen Modus passende Erklärung immer durch den anderen ausgeschlossen wird. Man müßte demzufolge seine Zuflucht zu einer Beeinflussung durch chemische Umsetzungen u. dgl. nehmen, was ja möglich ist, sich aber durch morphologische Untersuchungen nicht feststellen läßt. Ich muß also die Frage, ob die Walze als Teilungsorgan wirkt, offen lassen und kann eine Homologisierung nicht unternehmen.

Bei Betrachtung der Richtungskörperbildung und Befruchtung ist zu berücksichtigen, daß die kopulierenden Zellen Schwestern sind. Zunächst ist auffällig, daß hier bei einer nichtparthenogenetischen Fortpflanzung ausnahmslos nur je eine Richtungszelle gebildet wird; so viel mir bekannt, ist derartiges nur erst von Schaudinn (96) bei Actinophrys beobachtet worden. Beim Basidiobolus liegen die Verhältnisse so klar, daß das Übersehen einer zweiten Richtungszelle ziemlich sicher auszuschließen ist. Es ist aber möglich, den Basidiobolus unter dem Gesichtspunkt der Parthenogenese zu betrachten, da die kopulierenden Zellen eben Schwestern sind; man könnte das deutlicher so ausdrücken: eine Zelle a mit ihrem Kern n hat sich in zwei Zellen $\frac{a}{2}$ mit den Kernen $\frac{n}{2}$ geteilt, die nach Abgabe je einer Richtungszelle $\frac{r}{2}$ wieder verschmelzen und so wieder die Zelle a bilden mit ihrem Kern n, vermindert um die

Richtungszelle *r*. Daß die Fortpflanzung durch ausschließliche Kopulation verschwisterter Gameten mit der Parthenogenese zusammengestellt werden kann, wird auch deutlich, wenn man Weismann'sche Theorien darauf anzuwenden sucht: würde bei solcher Kopulation eine Reduktionsteilung im Sinne Weismann's mit Entfernung ganzer Chromosomen stattfinden, so würden schließlich Kerne mit lauter identischen Chromosomen resultieren, genau wie dies Petrunkewitsch (02) für ein hypothetisch nur durch Parthenogenese mit Reduktionsteilung sich fortpflanzendes Tier auseinandersetzt. (Daß ich einzelne Chromosomen in Wirklichkeit gar nicht habe feststellen können, thut bei dieser Überlegung nichts zur Sache.) Damit stimmt überein, daß bei Actinosphaerium nach Hertwig (98) die kopulierenden Schwesterzellen jede freilich zwei Richtungsteilungen durch macht, aber beide Male Äquationsteilungen.[1]) Die Kopulation von Schwesterzellen ist also mit anderen Kopulationen nicht gleichzustellen, auch wenn durch Absolvierung der Richtungsteilung die Kerne nicht mehr Schwesterkerne sind.[2]) Die Vergleichung mit der Parthenogenese nun etwa noch weiter durchzuführen und die Gameten mit ihren beiden Richtungszellen einem Ei mit drei Richtungskörpern zu homologisieren, das mit dem zweiten Richtungskörper wieder verschmilzt, scheint mir unnatürlich, abgesehen davon, daß die Verhältnisse der Generationen hier anders liegen. Die Betrachtungsweise als Parthenogenese wird haltlos, falls es sich herausstellen sollte, daß die die Richtungsteilung durchmachenden Kerne gar nicht Abkömmlinge des Kerns der Mutterzelle sind, sondern neu gebildete Geschlechtskerne. Daß auch diese Richtungsteilungen unterliegen können, zeigt Schaudinn (03) bei Entamoeba coli: hier teilt sich jeder der beiden Geschlechtskerne zweimal, je zwei Kerne gehen zu Grunde, während die beiden übrig bleibenden mit einander kopulieren.

Für die Deutung der Richtungszellen sind die auf die erste Richtungsteilung bezüglichen Theorien heranzuziehen. Auffällig ist, daß ebenso wie die Gameten, so auch die Richtungszellen zusammen liegen; vielleicht ist das ein Hinweis darauf, daß auch die Richtungszellen, den beiden anderen gleichwertig, ursprünglich Gameten waren. Über die eigentliche Bedeutung der Richtungsteilungen und ihren Zusammenhang mit der Befruchtung giebt der Basidiobolus keinen

[1]) Dagegen meint Häcker (99), „daß die betreffenden Bilder .... sehr wohl einen wirklichen Reduktionsvorgang einschließen mögen“.

[2]) Ich hebe dies gegen Guilliermond hervor, der (S. 186) nur die ohne Richtungsteilung einhergehende Kopulation der Hefezellen als Kopulation von Schwesterzellen anerkennt.

Aufschluß. Ich muß mich hier mangels eigener Beobachtnngen auf die Angaben der Voruntersucher berufen. Danach tritt nämlich in der Zygote nicht sofort die Verschmelzung beider Kerne ein, sondern bei der Keimung können die Kerne noch getrennt sein, getrennt in die Conidie eintreten und bei deren Keimung jeder für sich, ohne vorherige Verschmelzung, mit einem Teil des Protoplasmas eine Zelle bilden. Ohne also nach der Richtungsteilnng mit einem anderen Kern seine Masse wieder ergänzt zu haben, kann der Kern sich verhalten wie ein nnreduzierter oder wie ein aus der Kopulation hervorgegangener Kern; auch ein Fehlen des „histogenen" Kernplasmas ist nicht erweislich. Sieht man die Befruchtung erst mit Verschmelzung der Kerne als geschehen an, so hat in solchem Fall eine Befruchtuug gar nicht stattgefunden; dennoch aber ist ihre Vorbereitnng, die Richtnngsteilung, geschehen, und auch das Produkt der Befruchtung, die als Dauerform funktionierende Zygote, ist gebildet worden. Daß auch ohne sexuelle Vorgänge Dauerzustände auftreten können, ist bekannt und der Basidiobolus bildet mit seiner Encystierung ein Beispiel dafür. Interessant ist die Angabe von Klebahn (02), daß bei Cosmarium auch bei den ungeschlechtlichen Sporen (Azygosporen), die den Richtungskörpern zu vergleichenden, zu Grunde gehenden Kleinkerne gebildet werden, wie bei den Zygoten. Auch die nach Raciborski unter pathologischen Verhältnissen vorkommende Bildnng von Halbzygoten ist hier heranzuziehen. Es liegt mir fern, diese Dinge theoretisch erklären zu wollen; sie verdienen aber bei der Prüfung der Allgemeingültigkeit von Theorieen Berücksichtigung.

Schluß.

Es ergiebt sich aus vorstehender Untersuchung, daß der Basidiobolus lacertae den einzelligen Organismen mindestens sehr nahe steht, auch wenn er meist zn einem vielzelligen Verband heranwächst; dieser Zellverband ist, wie anch Raciborski hervorhebt, als Kolonie aufzufassen, da durch die Vereinigung an den Lebensverhältnissen und Funktionen der einzelnen Zelle nichts geändert wird. Es hat jede einzelne Zelle dabei die Fähigkeit, zur Conidien- oder zur Zygotenbildung oder zur Encystierung zu schreiten, und es hängt von äußereu Umständen ab, welcher Modus eingeschlagen wird.

Besonders in den Kern- und Kernteilungsverhältnissen bestehen zahlreiche Ähnlichkeiten zwischen Basidiobolns und den bei Protisten gemachten Beobachtnngen; doch lag es nicht in meiner Absicht, die Anknüpfungspunkte, die sich nach allen Richtungen bieten, weiter

zu verfolgen, auch nicht die Anwendbarkeit der Theorieen in ihren Einzelheiten zu prüfen. Freilich dürfen die zur Erklärung der allgemeinen biologischen Vorgänge aufgestellten Theorieen, wenn sie Allgemeingültigkeit haben sollen, nicht nur auf die Metazoen und Metaphyten anwendbar sein, sondern müssen auch die Verhältnisse bei den Einzelligen berücksichtigen. Einen Beitrag zu dem hierzu notwendigen Beobachtungsmaterial soll vorstehende Untersuchung liefern.

Meinem verehrtem Chef, Herrn Geheimrat von Leyden, auf dessen Wunsch und Anregung ich mich in Rovigno aufhielt, und der durch ein entsprechendes, an Se. Excellenz den Herrn Kultusminister gerichtetes Gesuch die Überlassung eines Arbeitstisches in der zoologischen Station für mich erwirkt hat, erlaube ich mir für die Gewährung dieser Lern- und Arbeitsmöglichkeit meinen ergebensten Dank abzustatten.

Das Komitee für Krebsforschung in Berlin erleichterte mir die notwendigen Neuanschaffungen und den Aufenthalt in Rovigno durch Bewilligung eines Kostenbeitrages, wofür ich dem Vorstand des Komitees zu Dank verpflichtet bin.

In Rovigno selbst nahm sich Herr Dr. Schaudinn meiner mit ganz besonderer Sorgfalt und Freundlichkeit an, leitete und beaufsichtigte mein Arbeiten mit unablässigem Bemühen, suchte mich überhaupt in jeder Hinsicht nach Möglichkeit zu fördern. Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Dr. Schaudinn meiner herzlich dankbaren Gesinnung zu versichern.

Herr Prof. Dr. Cori, Direktor der k. k. zoologischen Station in Triest, hat mich sehr zu Dank verpflichtet, indem er mir gestattete, die Bibliothek der ihm unterstellten Anstalt zu benutzen, und indem er mich in der liebenswürdigsten Weise mit Litteratur unterstützte.

Litteraturverzeichnis.

Chmielevsky, V. (90): Matériaux pour servir à la morphologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. Charkow (cit. nach Raciborski).

Eidam, E. (86): Basidiobolus, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. IV Heft 2.

Fairchild, D. G. (97): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum Eidam. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXX.

Guilliermond, Al. (02): Recherches cytologiques sur les levures et quelques moisissures à formes levures. Lyon.

Häcker, V. (97): Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen d. Tiere u. Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biolog. Centralblatt. Bd. XVII.

Derselbe (98): Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. Deutsch. zool. Gesellschaft.

Derselbe (99): Die Reifungserscheinungen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. VIII.

Hertwig, O. (93): Die Zelle und die Gewebe. Jena.

Hertwig, R. (98): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichborni. Abh. Bayr. Akad. Wissensch. Math.-phys. Kl. Bd. XIX. Abt. 3.

Derselbe (02): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 1.

Derselbe (02): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. d. Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. Math.-phys. Kl. Bd. XXXII Heft 1.

Klebahn, H. (02): Ein Überblick über die neuere Diatomeenlitteratur. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 3.

Oltmanns, F. (01): Über die Sexualität der Pilze. Biolog. Centralbl. Bd. XXI.

Petrunkewitsch, A. (02): Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XVII Heft 3.

Raciborski, M. (96): Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora. Bd. 82 Heft 2.

Schaudinn, F. (96): Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. Berlin.

Derselbe (02): Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. Bacillus bütschlii. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 2.

Derselbe (03): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

Tafelerklärung.

(Tafel X u. XI.)

Die Figuren beziehen sich sämtlich auf Basidiobolus lacertae; sie sind nach dem Leben oder nach Totalpräparaten mit dem Zeichenprisma bei den folgenden Vergrößerungen gezeichnet worden: Leitz Obj. VI, Ocul. 0 (ca. 210 : 1): Fig. 16, 21, 22a—h, 25—27, 40; Obj. VI, Ocul. 3 (ca. 390 : 1): Fig. 10—15, 19c, 24, 38, 39; Obj. VI, Ocul. 5 (ca. 600 : 1): Fig. 36. Zeiss Apochrom. homog. Immers. 2,0 mm, num. Ap. 1,30, Comp.-Ocul 4 (ca. 500 : 1): Fig. 17, 18a—f, 19a—b, 20, 28, 29a—c, 30—35, 37, 44; Immers. 2,0, Comp.-Ocul. 8 (ca. 1000 : 1): Fig. 1—9, 23, 41—43, 45—55, 58, 60, 63—65, 67; Immers. 2,0, Comp.-Ocul. 12 (ca. 1500 : 1): Fig. 56, 57, 59, 61, 62, 66, 68. Nachträglich auf die Hälfte verkleinert wurden die Fig. 10—15, 18—20, 30. Die Fig. 47 u. 48 wurden nach Zerstörung des Präparates aus dem Gedächtnis gezeichnet.

Fig. 1. Dem Darm frisch entnommene Zelle; Kern scharf konturiert; deutliche alveoläre Struktur; achromatische Zone bildet einen doppelten Alveolarsaum; Karyosom zeigt eine centrale Alveole und Alveolarsaum. Eisenhämatoxylin.


1
2
3
4
5
6
10
11
7
8
9
19a
19b
19c
20
22
21
29a
29b
c
29c
30
40
31
32
33.
34
35
36
37a
37b

12 13 14 15

16 24 18a

17 23a 18b

18c

23b 18d

25 18e

26 18f

a

a

27 28

b

a

38 41

37c

42 43

39

44

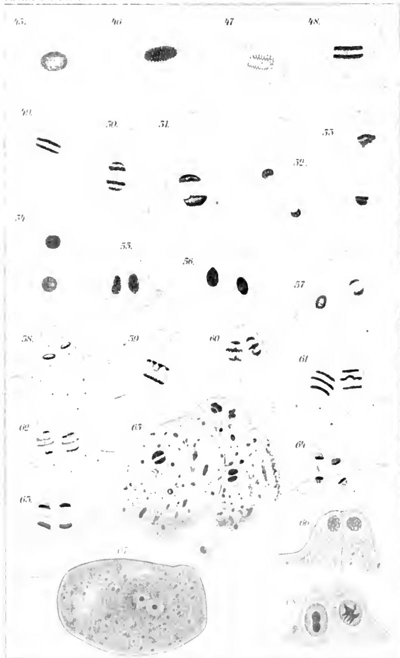

45.
46
47
48.
49.
50.
51.
53
52.
54
55.
56.
57
58.
59
60
61
62
63
64
65.
66
67
68

Fig. 2 u. 3. Darmform, sieben Wochen trocken aufbewahrt. Dickere Zellmembran; Kerngrenze verwaschen; alveoläre Struktur, in Fig. 2 auch des Karyosoms. Fig. 3 Protoplasma vakuolisiert. Lebend.

Fig. 4—9 verschiedene Kerne der Darmform.

Fig. 4. Ansammlung von färbbarer Substanz an der Kernwand. Karyosom klein, mit vier Vakuolen. Boraxkarmin.

Fig. 5 u. 6. Im Karyosom ein bezw. zwei stark lichtbrechende Körnchen. Boraxkarmin bezw. Hämatoxylin.

Fig. 7. Kerngrenze verwaschen. Karyosom zeigt zahlreiche kleine Alveolen. Hämatoxylin.

Fig. 8 u. 9. Karyosom excentrisch, Alveolarsaum in der achromatischen Zone an der schmalen Seite einfach, an der breiten doppelt. Färbbare Substanz bildet einen durchbrochenen Ring; der schwächer färbbare Teil des Karyosoms ist alveolär, liegt in Fig. 8 excentrisch. Fig. 8 Hämatoxylin; Fig. 9 Boraxkarmin.

Fig. 10—18 reduziertes Wachstum in destilliertem Wasser.

Fig. 10—15 verschiedene Entwicklungsstadien, vgl. Text. Lebend.

Fig. 16. Die Zellen sind nicht zur Kopulation gekommen und haben sich abgerundet. Eisenhämatoxylin.

Fig. 17. In einem Fig. 11 entsprechenden Stadium hat vor kurzem Zellteilung stattgefunden. Die Kerne, von normaler Konfiguration, sind noch nicht in die Mitte ihrer Zelle gerückt. Zellen an der Trennungsstelle nicht eingeschnürt. Hämatoxylin.

Fig. 18a—f. Kopulation, an einer Pflanze (dem in Fig. 15 zwei Tage vorher abgebildeten Exemplar) verfolgt. Kultur am 20. November angelegt.

Fig. 18a. 25. November 11 Uhr 35 Min. Zwei Schwesterzellen haben neben der Scheidewand je eine hellere Ausstülpung gebildet, in der der ungeteilte Kern liegt. Durch ein Loch in der Scheidewand ist ein Teil des Protoplasmas aus der rechten Zelle in die linke hinübergeflossen.

Fig. 18b. 3 Uhr 25 Min. In der Ausstülpung liegt je eine Richtungszelle, bestehend aus Kern und Protoplasma, von der Hauptzelle durch eine Scheidewand abgekammert. Der Teilkern der rechten Zelle ist in die linke hinübergewandert und liegt dem linken an. Protoplasma noch nicht ganz hinübergeflossen.

Fig. 18c. 3 Uhr 30 Min. Protoplasma vereinigt; Scheidewand noch offen (3 Uhr 50 Min. geschlossen).

Fig. 18d. 4 Uhr 50 Min. Kern der Richtungszellen nicht mehr deutlich zu erkennen. Kerne in der Zygote liegen einander dicht an.

Fig. 18e. 26. November 3 Uhr 30 Min. Membran der Zygote verdickt und gebräunt, ebenso ein Teil der leeren rechten Membran. Protoplasma dunkel granuliert, Lage der Kerne durch hellen Fleck markiert, sie selbst nicht zu erkennen.

Fig. 18f. 27. November 4 Uhr. Zunehmende Verdickung und Bräunung der Membran. Protoplasma noch dunkler granuliert, mit hellem Fleck. Geringe Reste der Richtungszellen noch vorhanden.

Fig. 19—24. Wachstum unter Hyphenbildung.

Fig. 19. Entwicklung am selben Exemplar verfolgt. 19a 24 Stunden nach Anlegung der Kultur, um 12 Uhr; 19b um 4 Uhr 45 Min.; 19c am nächsten Tage 11 Uhr 45 Min.

Fig. 20. Vierzellenstadium mit schiefer Teilung. Lebend.

Fig. 21. Längeres Hyphenstück von einer einzigen Zelle ausgefüllt. Der dünnere Zweig wäre wahrscheinlich zum Conidienträger geworden. Boraxkarmin.

Fig. 22. Aus viergeteilter Darmform hervorgegangenes, wenig verzweigtes Exemplar aus dreitägiger Kultur. Leere Strecken sowie Scheidewände, die beim Zurückweichen des Protoplasmas stehen geblieben sind. Lebend.

Fig. 23a u. b. Beginnende Verzweigung. Veränderungen im Laufe von 24 Stunden. Lebend.

Fig. 24. Stück einer Hyphe mit auffällig dicker Membran. Kerngrenze verwaschen. Das alveoläre Karyosom mit ringförmiger Schicht färbbarer Substanz. Im Protoplasma stark lichtbrechende, färbbare Körnchen. Boraxkarmin.

Fig. 25—27. Wachstum unter Drusenbildung.

Fig. 25. Kleine Druse, aus 12 Zellen bestehend, die in zwei Gruppen von je vier noch zusammen liegen, während vier andere schon in die Länge gestreckt sind. Boraxkarmin.

Fig. 26 u. 27. Zwei mittlere Exemplare aus fünftägiger Kultur zeigen das dichte Wachstum mit Auftreten nur weniger plasmaleerer Strecken. Beginnende Kopulation; bei a Kopulation von Schwesterzellen, bei b von Cousinen (?), bei c von Tante und Nichte (?). Boraxkarmin.

Fig. 28. Encystierung. Zellen rechts enthalten zahlreiche dunkel gefärbte, stark lichtbrechende Körnchen; Kern klein, in zwei Zellen mit doppeltem Karyosom. Links die encystierten Zellen, beim Konservieren bis auf eine stark geschrumpft; sie sind ungefärbt, haben eine dicke Hülle und sind angefüllt mit kleinen runden Körperchen, deren jedes einen stärker lichtbrechenden Punkt zeigt. Kern nicht zu erkennen. Hämatoxylin.

Fig. 29—35. Kopulation (vgl. auch Fig. 18a—d).

Fig. 29a—c. Dasselbe Exemplar um 7 Uhr 40 Min., 8 Uhr 30 Min. und 9 Uhr 30 Min. Hineinwandern der Kerne in die Ausstülpungen; Zuströmen des Protoplasmas unter Vakuolisierung der entfernteren Teile; Verschwinden der Scheidewand. Lebend.

Fig. 30. Die eine der kopulierenden Zellen ist verzweigt. Die Ausstülpungen lassen an der Basis eine Lücke zwischen einander. Lebend.

Fig. 31—34. Verschiedene Stadien der Bildung der Ausstülpungen und des Hineinwanderns der Kerne. Ausstülpungen heller als die übrige Zelle. In Fig. 32 u. 34 stark färbbare Körnchen. Fig. 34 Loch in der Scheidewand. Boraxkarmin.

Fig. 35. Ende der Kernteilung. Größenunterschied der kopulierenden Zellen. Scheidewand noch intakt. Eisenhämatoxylin.

Fig. 36—40. Zygoten (vgl. auch Fig. 18e u. f).

Fig. 36. Junge Zygote mit glattwandiger, brauner Hülle. Protoplasma gleichmäßig granuliert, in der Mitte heller Fleck; Kern selbst nicht zu erkennen. Richtungszellen nicht durch eine Scheidewand abgekammert, aufgelöst. Lebend.

Fig. 37a. Ältere Zygote. Hülle stärker gebräunt, konkav facettiert. Heller Fleck deutlich, außerdem im Protoplasma helle, schwach lichtbrechende, nicht scharf konturierte Körperchen. Richtungszellen durch Scheidewand abgekammert, angelöst.

Fig. 37b. Dieselbe Zygote, in Wasser fast luftdicht eingeschlossen, vier Tage später. Hülle nur in den äußeren Teilen gebräunt. Heller Fleck weniger deutlich; schwach lichtbrechende Körperchen scharf umgrenzt.

Fig. 37c. Dieselbe Zygote nach weiteren 16 Tagen. Hülle noch stärker abgeblaßt. Heller Fleck verschwunden; Zelle gleichmäßig angefüllt mit scharf abgegrenzten, schwach lichtbrechenden Körperchen, jedes mit 1—2 sehr stark lichtbrechenden Körnchen.

Fig. 38 u. 39. Zwei Zygoten aus demselben Präparat, sechs Wochen später. Hülle nur wenig gebräunt, zeigt in Fig. 39 zwei Längsspalten. Schwach lichtbrechende Körperchen, aber ohne die stark lichtbrechenden Körnchen. Verschiedene Ausbildung der Ausstülpungen, in Fig. 38 lang und spitz mit noch erhaltener Abkammerung der Richtungszellen, in Fig. 39 kurz und breit, ohne Abkammerung. Lebend.

Fig. 40. Leere Hyphen mit Zygoten. Lebend.

Fig. 41—44. Conidienbildung.

Fig. 41. Kern im Begriff aus dem Basidium in die Conidie überzutreten. Conidie in ihren mittleren Teilen noch vakuolär. Hämatoxylin.

Fig. 42. Conidie steht mit dem kollabierten Basidium noch in offener Kommunikation. Kern in der Conidie. Hämatoxylin.

Fig. 43. Abgeschleuderte Conidie, birnförmig, sich intensiv färbend, mit hellerer Papille. Alveoläre Anordnung des Protoplasmas erkennbar. Kern klein besteht aus Karyosom und aus scharf begrenzter achromatischer Zone. Hämatoxylin.

Fig. 44. Abgeschleuderte Conidie. Protoplasma fein granuliert; in der Mitte heller Fleck, Kern selbst nicht zu erkennen. Lebend.

Fig. 45—54. Vegetative Kernteilung (vgl. Text). Boraxkarmin.

Fig. 55—64. Generative Kernteilung (vgl. Text).

Fig. 55, 58, 60, 61, 64 Hämatoxylin; Fig. 56, 57, 59, 62, 63 Eisenhämatoxylin.

Fig. 65. Kern im Begriff durch das Loch hindurchzutreten. Boraxkarmin.

Fig. 66. Degeneration des Richtungskerns. Eisenhämatoxylin.

Fig. 67. Beendete Kopulation. Hämatoxylin.

Fig. 68. Sehr scharf umgrenzte Kerne mit eigentümlichem Karyosom (vgl. Text). Eisenhämatoxylin.

Nachtrag.

Mitte März dieses Jahres habe ich in der Campagna von Rovigno fünf Eidechsen gefangen; davon erwiesen sich vier mit Basidiobolus infiziert. Die Darmform aus dem frisch entnommenen Dickdarminhalt entsprach der im Herbst beobachteten, doch erschien mir die Membran zarter. Die Keimung der Darmform erfolgte sehr schnell (schon nach 4 Stunden), was mit Eidam's Beobachtungen beim B. ranarum übereinstimmt.

Im Mageninhalt fand ich in sehr geringer Anzahl rundliche, aber nicht genau kugelige Zellen von geringerer Grösse als die Darmform, mit dem charakteristischen Kern, das Protoplasma dicht erfüllt mit stark lichtbrechenden Körnchen. Bringt man den Mageninhalt ohne weiteren Zusatz auf die feuchte Kammer, so wachsen

die Zellen in den nächsten Stnnden heran, wobei sie vaknolär werden und die Menge der lichtbrechenden Körnchen (Reservestoffe) abnimmt. Danach tritt nnter Karyokinese eine sehr lebhafte Zellteilnng ein, die sich von den bisher beschriebenen Teilungen *dadurch unterscheidet, daß die Tochterzellen sich nach kurzer Zeit* (ca. $^1/_2$—1 Stunde) *vollkommen voneinander trennen, sich znr Kugel abrunden*, wonach sie dann, wieder herangewachsen, sich auf die gleiche Weise von nenem teilen können. Es tritt so eine sehr bedeutende Vermehrnng der Individuen ein. Nach wiederholten Teilnngen ist das Protoplasma vollkommen körnchenfrei, die einzelnen Zellen keimen und es kommt zur Bildnng von Zygoten.

Daß dies die normale Vermehrungsart der im Magen gefundenen Zellen ist, geht daraus hervor, daß ich im frisch entnommenen *Dünndarminhalt die Zellen in Teilung fand*, während im Inhalt des Enddarms nnr die beschriebene Darmform in zahlreichen Exemplaren vorhanden war.

Es *findet* also während der Passage durch den Magendarmkanal eine *starke Vermehrung des Basidiobolus statt*, und so wird das Vorkommen zahlreicher gleichartiger Zellen im Kot erklärlich; es ist damit bewiesen, daß die Eidechse den Basidiobolus nicht einfach sammelt, sondern daß der Basidiobolus sich während seines Aufenthaltes im Darm fortpflanzt.

Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen.

II. Bacillus sporonema n. sp.

Von
Fritz Schaudinn (Rovigno).

(Hierzu Tafel XII.)

Im Vergleich zu der riesigen Form, welche der Gegenstand meiner ersten Mitteilung über Bakterien [1]) war, ist der dieser Notiz zu Grunde liegende Organismus von geringer Größe. Er gehört wiederum zu der Gruppe von Spaltpilzen, die man unter dem Gattungsnamen „Bacillus" zusammenfaßt. In seinem vegetativen, beweglichen Zustand ist er ein kleines mit zahlreichen Geißeln ringsum versehenes Stäbchen. Charakteristisch für diese Form ist die äußerst eigentümliche Art der Sporenbildung. Die reifen Sporen stellen spindelförmige stark lichtbrechende Körper dar, deren Pole in lange dünne starre Fäden auslaufen. Durch diese Fäden werden die Sporen zu dichten Flechtwerken vereinigt und zusammengehalten. Wegen dieser eigentümlichen Fadensporen habe ich dem Bacillus den Speciesnamen „sporonema" gegeben.

Ich fand diese Form im Jahre 1896 bei Gelegenheit von Studien über die marine Labyrinthula macrocystis Cienkowski. Dieser Rhizopodenähnliche Organismus war in den Kulturgläsern, welche ich mit Foraminiferen öfters aus Rovigno nach Berlin gesandt erhielt, meist auf der Oberfläche des Wassers, in dem von allerlei Mikroorganismen gebildeten Kahmhäutchen zu finden. Legte

---

[1]) cf. Arch. f. Protistenkunde Bd. I S. 306.

man ein Deckglas vorsichtig auf dieses Häutchen, so blieb es daran haften und konnte in der feuchten Kammer studiert werden. In der großen Fülle von Organismen, die dieses Kahmhäutchen bewohnen fiel mir in einem Glase wiederholt ein Flechtwerk von gleichartigen, spindelförmigen, stark glänzenden Gebilden auf, deren Zugehörigkeit mir lange rätselhaft blieb. Oft war die ganze Kahmhaut fast nur aus diesen Gebilden zusammengesetzt, so daß sie den Eindruck einer Reinkultur von Bakterien hervorrief. Da aber bei längerem Beobachten diese Spindeln keinerlei Veränderung zeigten und weder Andeutungen einer Vermehrung noch irgendwelche Lageverschiebungen bemerkt wurden, kam ich auf die Vermutung, daß es Dauerzustände eines Organismus seien; dafür sprachen auch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und die Unmöglichkeit, mit irgend einem Farbstoff ihren Inhalt zu tingieren.

Durch Zufall kam ich zur Lösung des Rätsels. In einer feuchten Kammer, in der Labyrinthula Cysten gebildet hatte, ließ ich das Wasser verdunsten, um die Cysten auszutrocknen und dann wieder auskeimen zu lassen. Es befanden sich auch zahlreiche Spindeln des unbekannten Organismus festgeklebt auf dem Deckglas. Als ich das letztere wieder mit Meerwasser angefeuchtet hatte und nach einigen Stunden die Labyrinthula-Cysten kontrollieren wollte, fiel mir sofort auf, daß die meisten Spindeln ihr starkes Lichtbrechungsvermögen eingebüßt und sich bedeutend vergrößert hatten. Sie waren gequollen. Nun nahm ich sie in genauere Beobachtung und hatte in kurzer Zeit die Freude, aus mehreren das Auswachsen eines kleinen beweglichen Stäbchens zu beobachten; die genauere Untersuchung dieses Gebildes ergab die Charaktere eines Bacillus.

Die Isolierung dieses Organismus bereitete trotz seiner Kleinheit keine großen Schwierigkeiten. Die damals (1896—97) gesammelten Notizen über die Morphologie und Entwicklung dieses Organismus bilden den Inhalt dieser Mitteilung; seit 1897 habe ich leider diesen Bacillus nicht wieder gefunden, meine damaligen, aphoristischen Beobachtungen konnte ich also nicht ergänzen. Dieselben, sowie die Zeichnungen waren liegen geblieben, weil ich einige Jahre die Absicht hegte, meine kleinen Bakterienstudien zu einer größeren Arbeit zu erweitern. Dann kamen andere Aufgaben und ich entschloß mich aus Zeitmangel, meine Notizen einzeln und allmählich zu publizieren. Sie machen daher, wie ich in meiner ersten Mitteilung bereits betonte, keine großen Ansprüche. Da ich ferner hier in Rovigno keine Spur von neuerer Bakterienlitteratur habe, kann ich die Litteratur auch nur insoweit berücksichtigen, als meine

Notizen aus der Zeit meines Berliner Aufenthalts reichen. Die Möglichkeit mir die Litteratur hier zu beschaffen habe ich auch nicht. Wenn ich daher in meiner ersten Mitteilung wegen zu geringer Litteraturvergleichung um Nachsicht bat, so war dieser Litteraturmangel der Grund, nicht etwa Bequemlichkeit, wie ARTHUR MEYER[1]) in einer Kritik meiner Arbeit anzunehmen scheint.

Wenn MEYER ferner meint, ich hätte an meinem Bacillus bütschlii „wohl noch manches mehr sehen und manches Gesehene richtiger auffassen können, wenn ich die Litteratur über die Bakterien besser berücksichtigt hätte“, so hat er vielleicht Recht, besonders bezüglich seiner eigenen Arbeiten und der seiner Schüler. Erstens waren dieselben, als ich meine Beobachtungen anstellte (1895—97) zum Teil noch nicht bekannt, ich konnte daher garnicht auf die Ideen MEYER's eingehen, zweitens sind sie mir auch jetzt noch nicht zugänglich. Es scheint mir aber auch nicht von großem Wert zu sein, wenn ich bei Notizen, die früher gewonnen wurden, Litteraturvergleiche aus späterer Zeit heranziehe. Trotz dieses großen Mangels meiner Bakterienstudien und der vielen Lücken in denselben, hoffe ich doch, daß es dem einen oder anderen zünftigen Bakteriologen nicht ganz ohne Interesse sein wird, wenn ein außerhalb der Zunft stehender Beobachter, mit den Gesichtspunkten seines Forschungsgebietes sich an die Beobachtung und Beurteilung einiger Bakterien wagt. Ich glaube, daß die Diskussion so vorteilhaft erweitert werden kann. Mir persönlich liegt vor allem daran, in der Protistenkunde die verloren gegangenen Beziehungen der Protozoen- und Protophytenforschung nach Möglichkeit wieder anbahnen zu helfen. Daß ich hierbei vielen Widerspruch und Ablehnung erfahren werde, darauf bin ich gefaßt, hoffe aber doch auf eine spätere gute Wirkung meiner Bestrebungen.

Die Kleinheit des Bacillus sporonema ließ nicht soviele Details des Baues erkennen, wie bei dem großen Bacillus bütschlii aus dem Schabendarm. Der Aufbau des Körpers ist daher scheinbar einfacher. Von besonderem Interesse ist wie dort die Art der Sporenbildung, bei der ich wiederum als Vorspiel einen Teilungsversuch beobachten konnte. Nur ist bei Bacillus sporonema stets eine Spore vorhanden, während Bacillus bütschlii zwei ausbildet.

Material und Untersuchungsmethoden.

Bacillus sporonema ist wie erwähnt eine marine Form; sie trat wiederholt in einem Glase auf, das mit Meerwasser aus der

[1]) In: Botanische Zeitung 1903 Nr. 1.

Adria bei Rovigno gefüllt war. In meinen frisch angesetzten Foraminiferenkulturen wurde sie nie beobachtet; in dem Glase, in welchem ich sie entdeckte, trat sie erst nach längerem Stehen auf. Als die Ulven, die zur Sauerstoffproduktion hineingesetzt waren, anfingen zu zerfallen und nach Verlust des Chlorophylls sich in gelbliche gallertige Flocken auflösten, bildeten sich die Kahmhäutchen mit den Sporengeflechten des Bacillus. Als Kulturflüssigkeit für die Isolierung des Bacillus wurde ein Dekokt der gallertigen Ulvenflocken in Seewasser verwendet. In einer Reagenzröhre wurden mehrere derartige gelbe Flocken wiederholt in Seewasser aufgekocht, die Flüssigkeit dann filtriert, wieder gekocht und steril aufbewahrt.

Die Isolierung der Bazillen geschah in folgender Weise: Mit einem Deckglase wurde das Kahmhäutchen mit den Sporenfilzen von der Oberfläche des Seewassers abgenommen. Dann ließ ich es an der Luft trocknen und suchte mit einem starken Trockensystem eine Stelle aus, an der nur die spindelförmigen Sporen in größeren Haufen zu beobachten waren. Mit einer fein zugeschmolzenen Glasnadel, die an der Spitze naßgemacht war, sprengte ich ein kleines Stückchen des Sporenfilzes vom Deckglase ab und übertrug es in einen ganz winzigen Tropfen der Nährlösung, der so klein war, daß er auf der feuchten Kammer mit Immersion ganz übersehen werden konnte. Mit den Glasnadeln wurden die Sporen aus einander gezerrt und möglichst gleichmäßig in dem Tropfen verteilt. Jetzt wurde dieser bei 1000facher Vergrößerung genau durchmustert und die Kultur verworfen, sobald sich auch nur die Andeutung eines nicht zu den Spindeln gehörigen Körpers darin fand. Waren nur Spindeln vorhanden, dann wurde der Tropfen durch Zufügung von reiner Nährlösung vergrößert. Als ich erst eine Stammkultur hatte, wurde stets nur von dieser auf neue feuchte Kammern überimpft. Der Beweis der gelungenen Reinkultur wurde dadurch erbracht, daß in den Kammern nach ihrer Eintrocknung nur Spindeln zu finden waren.

Für die Beobachtung der beweglichen Stadien des Bacillus wurden Präparate mit sehr kleinen Mengen von Flüssigkeit benutzt, man kann dann die Stäbchen durch den Deckglasdruck gelegentlich festlegen. Die Fixierung und Färbung der Präparate ist nicht schwierig weil die Kahmhäutchen mit den Sporen und Bazillen auch in Flüßigkeiten am Deckglas haften bleiben.

Trockenpräparate wurden meist nur für die Geißelfärbung verwendet. Zum Studium des feineren Baues der Bazillen halte ich sie für ungeeignet; sie liefern zu viele Kunstprodukte.

Sehr gut ist die Fixierung mit Osmiumdämpfen. Hierbei wurde

2 % Osmiumsäure in einer Uhrschale erhitzt bis sichtbare Dämpfe aufstiegen, und das nasse Deckglas mit den Bazillen einige Sekunden darüber gehalten, dann sofort in Wasser ausgewaschen, in langsam steigendem Alkohol gehärtet, in beliebiger Weise gefärbt und schließlich eingeschlossen.

Die Färbung fällt noch besser aus bei Fixierung mit heißem Sublimatalkohol (2 Teile konzentr. wässerige Sublimatlösung und 1 Teil Alkohol absolut.). Im übrigen verweise ich bezüglich der Fixierungs- und Färbungsmethoden auf meine erste Bakterienarbeit; bei der vorliegenden Form wurden dieselben ebenso angewendet. Die beste Färbung ergab wiederum die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinmethode, die die mannigfaltigsten Variationen und Abstufungen der Tinktion ermöglicht; alle im Leben sichtbaren Struktureinzelheiten ließen sich mit dieser Methode deutlicher machen.

Die Romanowski'sche durch Ziemann und Nocht verbesserte Eosin-Methylenblau-Färbung habe ich auch wiederholt probiert, ohne sonderlich bessere Bilder zu erhalten; eine distinkte Färbung bestimmter morphologisch differenzierter Bildungen im Plasma, die man nach Analogie mit den Malariaparasiten als Kerne deuten könnte, wurde hiermit ebensowenig wie mit anderen sogenannten Kernfarbstoffen erzielt; doch muß ich erwähnen, daß mir für diese Färbung nur die alten Präparate vom Jahre 1896 zur Verfügung standen, die alle vorher schon anders gefärbt waren und nun für die Romanowski-sche Färbung entfärbt und ausgewaschen werden mußten.

Wenn bei Anwendung von Methylenblau frische nicht fixierte Bazillen die blaue Färbung annahmen, konnte ich immer feststellen, daß sie nicht mehr lebensfrisch waren.

Zur Beobachtnng wnrde ein Mikroskop von Zeiss mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsoknlaren 4, 6, 8, 12, 18 benutzt. Als Lichtquelle diente meist künstliches Licht (Auer-, Acetylen- und Zirkonlicht), besonders für das Stndium des lebenden Objektes ist dieses dem diffuseren Tageslicht weit vorzuziehen.

Gestalt und Bau der vegetativen Stadien des Bacillus sporonema.

Die Gestalt des Bacillus sporonema ist die eines kurzen, cylindrischen Stäbchens, dessen Enden halbkugelig abgerundet erscheinen. Der Querschnitt ist kreisförmig. Differenzen zwischen den beiden Polen sind nicht zn beobachten.

Die Größendimensionen schwanken zwischen nicht sehr engen Grenzen. Die kleinsten Stäbchen sind ca. 3 μ lang, bei einem Quer-

dnrchmesser von ca. $^{3}/_{4}$ μ; die größten 8 μ, bei einer Breite von 1,5 bis 2 μ. Das Verhältnis von Länge zur Breite ist nicht konstant (cf. Fig. 1—9, 23—31). Das Lichtbrechungsvermögen des Bacillus ist variabel und hängt von der Menge der in ihm angehäuften Granulationen ab; fehlen letztere vollständig, so ist er sehr schwach lichtbrechend. Eine Färbung des Stäbchens war nicht zu beobachten.

Seine Konturen sind scharf und glatt, die Begrenzung macht sich als dunklere Linie bemerkbar, eine doppelte Konturierung derselben war anch mit den stärksten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen, weder am frischen noch gut konservierten Objekt. Bei schlechter Fixierung kann man aber oft eine Trennung des Zellinhalts von der Membran herbeiführen (Fig. 32, 34, 36). Sowohl in Trockenpräparaten als bei Fixierung mit absolutem Alkohol zieht sich manchmal der ganze Inhalt von der Wand zurück, es tritt dann eine dünne Membran deutlich hervor. Die Kleinheit des Objekts läßt keine weiteren Details dieser Grenzschicht erkennen. Daß eine besonders differenzierte Membran aber sicher vorhanden ist, wenn sie auch beim unversehrten Stäbchen nicht deutlich erkannt werden kann, geht daraus hervor, daß beim Zerquetschen der Stäbchen eine Trennung von Inhalt und Hülle hervorgebracht werden kann (Fig. 37); die Hülle behält hierbei meist die Gestalt des Stäbchens bei, scheint also fester zu sein als der Inhalt.

Die Bewegung der vegetativen Stadien ist ziemlich lebhaft. Sie besteht in korkzieherartiger Vorwärtsbewegung, wobei der Körper selbst rotiert; die Lokomotion ist nicht ganz gleichmäßig, sondern zuweilen wackelnd und zitternd. Oft kann man anch kurze Zeit diese zitternde Bewegung ohne Lokomotion wahrnehmen. Das plötzliche Stocken der Vorwärtsbewegung habe ich öfters beobachtet, aber niemals deutlich die Umkehr in die entgegengesetzte Bewegungsrichtung verfolgen können, wie bei Bacillus bütschlii, dessen ganze Bewegungsart bedeutend von der hier geschilderten abweicht. Die Geißeln waren am lebenden Objekt nicht wahrnehmbar. Bei starker Räucherung mit Osmiumdämpfen und darauf folgender starker Eisenhämatoxylintinktion (ganz ohne Ausziehen nach der Tinktion) zeigte es sich, daß die ganze Peripherie des Stäbchens mit geschlängelten Geißeln bedeckt ist. Ebensowenig wie beim Bacillus bütschlii konnte ich aber die Geißeln bis zur Membran deutlich verfolgen, sie scheinen auch hier von einer strukturlosen, hellen, gallertartigen Hülle (Fig. 22) zu entspringen. Eine feinere Struktur der Geißeln habe ich nicht wahrnehmen können.

Meyer (l. c.) meint, meine Angabe, daß die Geißeln des

Bacillus bütschlii aus einer Hüllsubstanz entspringen, ist sicher unrichtig; wie er dies behaupten kann, ohne das Objekt selbst untersucht zu haben, ist mir unklar. Er könnte höchstens sagen, er glaube, daß das was ich gesehen, ein Kunstprodukt ist, das bei der Konservierung entstanden ist, oder etwas Ähnliches; das kann schon sehr gut sein; aber meine Angaben einfach für unrichtig erklären, weil er bei den Untersuchungen seiner Objekte zu anderen Anschauungen gekommen ist, geht doch über eine Kritik hinaus. Da man eben die Geißeln am lebenden Objekt nicht sehen kann, vermag man meines Erachtens auch über ihre natürliche Insertion nichts Positives auszusagen; wenn die Geißeln in Präparaten eine Verbindung mit dem Protoplasma zeigen, so ist dies sehr interessant, ja mir selbst ist die Idee, daß die Bakteriengeißeln im Plasma inserieren, auch sehr sympathisch, deshalb kann es in anderen Fällen doch ganz anders sein. Ich komme immer wieder darauf zurück, daß es sich bei den Protisten nicht empfiehlt, aus Einzelbeobachtungen verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen, und von einer Form auf andere zu folgern.

Bei schwächerer Vergrößerung erscheinen viele Stäbchen ganz homogen, andere, meist die dickeren, fein granuliert. Bei stärksten Systemen habe ich aber niemals das Plasma ganz gleichförmig gebaut gefunden. Im einfachsten Falle waren dann wenigstens einige hellere Stellen, die den Eindruck von Alveolen machten, wahrzunehmen. Die kleinsten Formen zeigten oft nur eine Reihe solcher Alveolen, die durch schmalere oder breitere homogene und stärker lichtbrechende Substanzbrücken getrennt waren (Fig. 1). Die geringste Zahl dieser Alveolen in einer Zelle betrug vier. Oft sind dieselben annähernd gleich groß (Fig. 1), dann erscheint das Stäbchen sehr gleichmäßig gekammert. In anderen Fällen sind diese helleren Flecke von sehr verschiedener Größe (Fig. 2), dann überwiegt in der Zelle die dunklere Grundsubstanz.

Während ich an den lebenden Stäbchen in manchen Fällen keinerlei stärker lichtbrechende Körnelungen wahrnehmen konnte (Fig. 1, 2), treten bei anderen deutliche, stärker lichtbrechende Körnchen in der Grundsubstanz zwischen den Alveolen auf. In den Alveolen selbst wurden niemals Granulationen gesehen. Die Zahl, Größe und Anordnung der Körnchen in der Grundsubstanz ist ebenso wechselnd, wie die der hellen Alveolen, wie ein Blick auf die Figuren 3—9 zeigen kann; auch das Lichtbrechungsvermögen dieser Gebilde ist wechselnd.

Als Gesetz kann nur gelten, daß der Körner- und Alveolen-

reichtum der Stäbchen mit ihrem Alter und ihrer Größe zunimmt, um am Ende des vegetativen Lebens, vor der Sporenbildung den Höhepunkt zu erreichen (Fig. 43). Die jüngsten eben aus der Spore geschlüpften Stäbchen haben nur eine Alveolenreihe und keine Granulationen, die ältesten sind dicht mit Alveolen (2—3 Reihen) und kleineren und größeren Körnchen durchsetzt.

Ein konstantes Verhältnis zwischen der gröberen und feineren Vakuolisierung und der Körnelung scheint also nicht zu bestehen, es scheinen vielmehr alle möglichen Variationen vorzukommen. Fig. 3 zeigt vier Alveolen von verschiedener Größe und zwei größere Körnchen, Fig. 4 eine dicke Zelle mit vier großen Alveolen und sechs größere Granula, Fig. 5 eine etwa ebenso große Zelle, aber mit vielen kleinen Alveolen und größeren und kleineren Körnchen in den Knotenpunkten u. s. w. Wenn in den Stäbchen nur ein größeres Korn enthalten ist (Fig. 7, 8) und man außerdem noch durch Färbung nachweisen kann, daß sich dasselbe stark färbt (Fig. 25, 26), glaubt man eine einkernige Zelle vor sich zu haben. Leider sind aber diese Stadien durch allerlei Übergänge mit ganz feinkörnigen verbunden und lassen eine solche Deutung nicht sehr plausibel erscheinen.

Das gut fixierte und gefärbte Präparat zeigt genau dasselbe, wie das lebende Objekt (Fig. 23—31) nur in deutlicherer Weise. Viele Körnchen nehmen die Farbstoffe stärker an und behalten sie beim Ausziehen länger als das übrige Plasma, aber niemals gelingt es irgend ein bestimmtes, morphologisch als Zellkern anzusprechendes Gebilde durch die Färbung zu differenzieren; die Anordnung der gefärbten Inhaltsgebilde ist bei den konservierten Zellen mit allen Farbstoffen ebenso variabel, wie die der stärker lichtbrechenden Körnchen am lebenden Objekt. Mit Hämatoxylin erhält man bald rot, bald blau gefärbte Körnchen in wechselnder Zahl und Anordnung, ebenso nehmen bei der Romanowski'schen Doppelfärbung manche Körnchen blaue, andere rote Färbung an. Selbst wenn nur ein einziges großes, kernähnliches Gebilde in der Zelle gefunden wurde, wie etwa Fig. 25 und 26 es zeigen, wurde es bald blau, bald rot gefärbt und zwar in demselben Präparat.

Färbbare Körnchen wurden in den konservierten Präparaten nie ganz vermißt, während manche lebenden Zellen keinerlei Granulationen erkennen ließen. Oft sind aber die färbbaren Granula so fein und dicht in der Grundsubstanz verteilt, daß man nur mit unseren stärksten und besten Systemen eine Auflösung des Strukturbildes erhielt. Ein solches Extrem zeigt Fig. 31, in der die Grund-

substanz bei 2250facher Vergrößerung nur äußerst fein getüpfelt erscheint. Ich glaube nicht, daß die Körnchen im Plasma alle gleichartige Gebilde sind, es können sehr verschiedene Substanzen sich optisch und färberisch ähnlich verhalten. Manchmal findet man übrigens neben den gefärbten Granula auch ganz ungefärbte, aber stärker lichtbrechende Körnchen. Besonders deutlich ist dies an dem herausgequetschten Plasma der Bazillen wahrzunehmen (cf. Fig. 37). Über die chemische Natur dieser verschiedenen Inhaltsgebilde des Plasmas, sowohl des Alveoleninhalts als der Granula vermag ich nichts anszusagen. Es wurden nur wenige chemische Reaktionen gemacht. Stärkekörner und Glycogenkugeln waren nicht nachweisbar. Mit Jodtinktur konnte in keinem Falle irgend ein Bestandteil der Zelle blau gefärbt werden, auch nicht vor der Sporenbildung; der ganze Inhalt des Stäbchens färbte sich gleichmäßig gelbbraun. Dieselbe Erscheinung trat bei Anwendung von Jod-Jodkalium ein. Osmiumsäure bräunte keine Körnchen auffallend stärker als den ganzen Zellinhalt. Im Speichel lösten sich manche Körnchen sehr schnell, andere blieben lange erhalten. Stark verdünnte Essigsäure brachte die ganzen Zellen zur Quellung, manche Granula verschwanden, andere blieben erhalten. Die neueren mikrochemischen Reaktionen, die besonders durch Arthur Meyer und seine Schüler in Anwendung gebracht werden, konnte ich bei meiner Form nicht probieren, weil sie damals noch nicht bekannt waren.

Über einige Kunstprodukte infolge ungenügender Konservierung.

Bei Anwendung der üblichen Trockenmethode werden die Bazillen stark verändert. Der plasmatische Inhalt der Stäbchen schrumpft und zieht sich von der Grenzschicht mehr oder weniger zurück. Sehr häufig finden sich Bilder wie Fig. 33. Das Plasma hat sich von den beiden Polen zurückgezogen, dieselben sind infolgedessen ganz hell geworden. In Fig. 35 ist auch in der Mitte ein großer Hohlraum entstanden. Fig. 34 dürfte so zu deuten sein, daß beim Antrocknen an die Deckglasfläche die Grenzschicht schneller festklebte, während der Zellinhalt noch Zeit fand, sich allseitig von der Membran loszulösen und zu einem schmalen Faden zu kontrahieren. Hier und da bemerkt man noch zackige Ausläufer zur Begrenzungslinie verlaufen.

Auch bei der nassen Fixierung mit Alkohol absolutus treten ähnliche Schrumpfungserscheinungen auf. Fig. 32 erkläre ich mir so, daß der wasserentziehende Alkohol von rechts an die Zelle herangetreten ist, der Inhalt kontrahierte sich hier zuerst, der ausgepreßte

wässerige Inhalt des Plasmas wölbte links die Membran oder Grenzschicht hervor und trennte sie bei gleichzeitiger Kontraktion des Plasmas von letzterem.

Bei Vorhandensein von Essigsäure in dem Fixierungsmittel (z. B. Pikrinessigsäure) quillt das Stäbchen, die Alveolen in seinem Innern werden vergrößert, sie fließen oft zu großen Vakuolen zusammen. Quellung der Grenzschicht und Schrumpfung des Inhalts habe ich bei Anwendung von Kleinenberg's Pikrinschwefelsäure beobachtet (Fig. 36).

Bei der Färbung aller dieser Kunstprodukte erhält man die mannigfaltigsten Bilder, ein- und vielkernige Zellen können dabei vorgetäuscht werden, doch verlohnt es sich nicht der Mühe, diese zahlreiche Monstrositäten zu beschreiben. Strukturen, von denen man an der lebenden Zelle gar nichts wahrnimmt, sind meines Erachtens gerade bei so kleinen Organismen sehr skeptisch zu betrachten. Ich habe bei meinen Protozoenstudien schon oft betont, daß das Studium der lebenden Zelle soviel zeigt, daß man es als sicherstes Kriterium der Konservierungsprodukte verwenden kann. Man muß nur Differenzen im lebenden Protoplasma sehen lernen.

Degenerations- und Absterbeerscheinungen.

In 2 bis 3 Tage alten Kulturen, in denen die Sporenbildung bereits lebhaft im Gang ist, treten häufig ganz abweichende Stadien der Stäbchen auf. In manchen Fällen habe ich diese als Involutions- oder Degenerationsformen gedeuteten Gebilde auch schon am ersten Tage der Kultur vereinzelt auftreten sehen. Ähnlich wie die Sporen bildenden Stäbchen sammeln sich diese Stadien auf der Oberfläche des Kulturtropfens an und verlieren ihre Beweglichkeit. Die Gestalt dieser abnormen Stäbchen wird bedeutend verändert; man findet die mannigfaltigsten Deformationen, wie Fig. 13—20 zeigen können; ich hätte diese Figuren der Mißbildungen noch bedeutend vermehren können. Man findet da keulenförmig und spindelförmig angeschwollene Stäbchen, Neigung zur Buckelbildung, Ansätze von Verästelung, Krümmungen etc. Auch der Inhalt der Zellen, die stark vergrößert sein können, ist oft deutlich verändert. Meist sind die Alveolen vergrößert oder sogar zu großen Lakunen zusammengeflossen (Fig. 14, 15). Alle diese Formen scheinen schließlich zu Grunde zu gehen, indem sie zerfallen. Fig. 21 stellt ein solches Stäbchen in der Auflösung dar. Rechts ist die grobalveoläre Struktur noch zu erkennen, während das linke Ende sich bereits in einzelne isolierte Kugeln von verschiedener Größe aufgelöst hat.

Ähnliche Erscheinungen sind schon bei verschiedenen Bakterien beobachtet worden (cf. Migula, System der Bakterien I, p. 52) und als Degeneration gedeutet. Die Auflösung in Kugeln hat Zettnow[1]) besonders schön bei Spirillen dargestellt.

Über die Ursachen dieser Degeneration habe ich nichts ermittelt. Da neben diesen Abnormitäten in den Kulturen die Mehrzahl der Stäbchen normal war, ist es mir nicht wahrscheinlich, daß nur ein ungünstiger Nährboden die Ursache sei, wie Migula zur Erklärung dieser Erscheinung bei anderen Formen annimmt.

Die Ansätze zur Zweigbildung (Fig. 18, 19), die mit der einfachen Buckelbildung durch allerlei Übergänge verbunden sind, gehen hier nicht so weit, wie es z. B. A. Meyer[2]) bei Bazillen und Bakterien beobachtet hat; auch ist die Erscheinung bei meinem Objekt ohne Zweifel nur eine Degenerationserscheinung und daher wohl nicht mit dem zu vergleichen, was Meyer bei seinen Kulturen fand. Eine Weiterentwicklung ist bei meinen Formen nicht mehr zu erzielen, auch nicht wenn man sie in frische Nährlösung bringt. A. Meyer kam zu dem Resultat, daß innere Gründe die Zweigbildung veranlassen und spricht die Idee aus, daß die Bakterien die Fähigkeit der Verzweigung von ihren Vorfahren ererbt haben, leitet also die Bakterien von Pilzen mit verzweigtem Mycel ab, eine Vorstellung, die viel Verlockendes enthält. In meiner Mitteilung über den Bacillus bütschlii habe ich auch ähnliches angedeutet. Die dort geschilderten komplizierten Vorgänge bei der Sporenbildung führten mich auch zu der Vorstellung, daß darin noch Reste einer von den Vorfahren ererbten, aber zum Teil durch parasitische oder saprophytische Anpassung unterdrückten höheren Organisation stecken könnten, daß die Einfachheit der Organisation und der Fortpflanzung der Bakterienzellen durch Rückbildung herbeigeführt sein könne, eine Idee, die auch durch die neuesten Entdeckungen der Hefeforschung (cf. das Referat von Jahn in diesem Heft p. 330) eine Stütze erhalten kann. Freilich sprechen gegen diese Vorstellungen die neueren physiologischen Entdeckungen der Bakteriologie, die sich besonders an den Namen Winogradsky's knüpfen. Ob aber die Fähigkeit, aus anorganischem Material Organisches zu bilden, die ja bei phylogenetischen Spekulationen für die primäre Stellung dieser Organismen ins Gewicht fallen könnte, vielen Bakterien zukommt, muß erst die Zukunft lehren. Ferner ist es denkbar, daß die als Bak-

[1]) cf. Centralbl. f. Bakteriologie I. Abt. v. 19. 1896, p. 177.

[2]) cf. Centralbl. f. Bakteriologie. Abt. I, Bd. 30. p. 49.

terien zusammengefaßten Lebewesen polyphyletischen Ursprungs sind und in ihrem jetzigen Bestande primitive und rückgebildete Formen enthalten.

Die Teilung im vegetativen Zustande.

Die Vermehrung des Bacillus sporonema erfolgt durch Zweiteilung. Das in die Länge gewachsene Stäbchen teilt sich quer.

Die Teilstücke sind meist gleich, so daß die Teilungsebene in der Mitte der Zelle auftritt. Nur selten ist eine kleine Verschiedenheit in der Länge der Tochterzellen wahrzunehmen. Während bei Bacillus bütschlii der Teilungsprozeß mit einer Plasmaverdichtung an der Stelle der späteren Scheidewand begann, ist bei dieser Form nichts derartiges zu bemerken; keinerlei Strukturveränderungen im Innern des Plasmas deuten auf die beginnende Teilung hin. Man bemerkt nur eine ringförmige Einschnürung der scharfen Grenzlinie der Zelle (Fig. 10—12). Es schien mir, als ob hier die Zellgrenze zuerst ring- oder wulstartig verdickt wurde. Hierfür spricht auch, daß diese Stelle an den gefärbten Präparaten (Eisenhämatoxylin) den Farbstoff leichter aufnimmt und länger behält (Fig. 38—40, 41, 42). Doch ist das Objekt zu klein, um weitere Details mit Sicherheit festzustellen. Nur möchte ich betonen, daß weder an den lebenden noch an den gefärbten Stäbchen irgend eine Andeutung einer Scheidewand im Innern des Körpers wahrzunehmen war; die Teilung macht den Eindruck einer Durchschnürung; hierfür spricht auch die Gestalt der neuen Pole der Tochterzellen, die nicht gerade abgestutzt, sondern halbkugelig abgerundet sind. Fig. 40 zeigt zwischen den beiden neuen Polen ein kleines dunkler tingiertes Verbindungsstück, dieses habe ich nur in ganz seltenen Fällen so deutlich gesehen. Die Teilung erfolgt hiernach in ganz anderer Weise als beim Bacillus bütschlii. Abweichungen von dem geschilderten Modus habe ich nicht gefunden, die jungen, schlanken, wenig granulierten Zellen teilen sich in derselben Weise wie die älteren, dickeren und stark granulierten (Fig. 10—12, 41, 42). Der ganze Vorgang nimmt recht verschiedene Zeiträume in Anspruch; von dem Auftreten der Ringfurche bis zur Trennung der Tochterzellen kann eine Zeit von 20 Minuten bis 4—5 Stunden vergehen; im allgemeinen schien mir die Teilung der dickeren Stäbchen (Fig. 41, 42) langsamer vor sich zu gehen als die der dünneren.

Kettenbildung infolge Zusammenbleiben der Tochterzellen wurde nicht beobachtet.

Die hier geschilderte Art der Teilung erinnerte mich am meisten an die Vorgänge, die Bütschli früher bei Chromatium[1]) und neuerdings bei einer Nostocacee[2]) beobachtet hat. Er sagt: Die erste Teilung des Zellkörpers zeigt sich als eine schwache Einbuchtung der Mittelregion der Zelle; darauf tritt in der Mitte dieser Einbuchtung ein sich stark färbender zarter Ring an der Zellwand auf, der mit der weitergehenden Einschnürung sich allmählich verengert." Bütschli hält den Ring für den sich neu bildenden Teil der Membran. Eine Scheidewandbildung im Innern des Plasmas, wie bei Bacillus bütschlii, findet aber auch hier nicht statt. Außer diesen zwei Typen der Zellteilung, Scheidewandbildung, die im Plasma beginnt, und ringförmige Durchschnürung, die an der Membran beginnt, scheinen noch andere Modifikationen des Teilungsvorganges bei den Bakterien verwirklicht zu sein. Die von Migula[3]) bei Bacillus oxalaticus genau geschilderte Teilung scheint eine Mittelstufe zwischen den beiden erwähnten Modis einzunehmen. Hier bildet sich zunächst, anscheinend unter der Membran, eine ringförmige Plasmaanhäufung oder Verdichtung, welche dann schnell nach dem Innern zu wächst und schließlich als Scheibe die hier den centralen Teil der Zelle einnehmende Vakuole in zwei Hälften teilt. Nach Ausbildung dieser intracellulären plasmatischen Scheidewand dringen dann in letztere von der Membran her hellere Vorsprünge ein, welche Migula als eine ringförmige Neubildung von Membran deutet; diese Vorsprünge rücken allmählich weiter in das Innere der Zelle vor, bis sie im Centrum zusammenschließen und die neue Scheidewand zwischen den beiden Zellen darstellen.

Erwähnt sei hier noch, daß es auch Formen giebt, bei denen man gar keine Differenzierung, weder in der Membran noch im Plasma, während der Durchschnürung wahrnimmt; eine solche Form ist das große Achromatium oxaliferum Schewiakoff, bei der die Teilung wie bei einer Amöbe oder einem Flagellaten durch einfache Zerdehnung erfolgt,[4]) nur daß der Vorgang sehr viel langsamer von statten geht.

[1]) cf. O. Bütschli, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. Tafel. Fig. 1c—h; idem, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896. Taf. III, Fig. 3.

[2]) cf. O. Bütschli, Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Diese Zeitschrift Bd I, p. 48; Fig. 1c u. d.

[3]) cf. W. Migula, System der Bakterien. Jena 1897. Bd. I, p. 141.

[4]) cf. W. Schewiakoff, Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süßwassers. In: Verhandl. d. naturh.-mediz. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. V. 1893. p. 44, Taf. II.

Die Sporenbildung.

In den aus Dauersporen gewonnenen Kulturen im hängenden Tropfen begann die Sporenbildung bei der größeren Zahl der Stäbchen erst am Ende des dritten Tages. Einzelne können damit schon früher beginnen, so habe ich sogar schon am ersten Tage einzelne neue Sporen beobachtet. Am Ende des fünften und sechsten Tages hatten fast alle Stäbchen sporuliert, es fanden sich in der Kultur nur vereinzelte bewegliche Stadien neben mehr oder weniger zahlreichen Involutionsformen, die überhaupt nicht zur Sporenbildung fähig sind und zu Grunde gehen.

Vor Beginn der Sporenbildung hört die Bewegungsfähigkeit der Bazillen auf; sie sammeln sich auf der Oberfläche des Tropfens an der Luft an. Bei Luftabschluß im gewöhnlichen mit Vaseline verschlossenen Präparat tritt die Sporenbildung nicht ein, die Bazillen sterben hier bald ab.

Diese Eigentümlichkeit des Bacillus sporonema dürfte sich durch seine Anpassung an das Leben in der Brandungszone des Meeres erklären; er lebt zusammen mit Labyrinthula macrocystis, die auch eine echte Brandungsform ist und die Grenzzone zwischen Ebbe und Flut bevorzugt. Formen, die hier leben, müssen oft trocken werden (bei Ebbe), müssen also an den vorübergehenden Anfenthalt in der Luft angepaßt sein.

Die Sporenbildung wurde nur bei den dicken, körnchenreichen Stäbchen beobachtet (Fig. 43). Als Vorspiel zur Sporulation beobachtet man regelmäßig einen Teilungsversuch (Fig. 44). Man bemerkt eine deutliche Einschnürung in der Mitte, aber entsprechend der vegetativen Teilung keine Scheidewandbildung; die Durchschnürung wird jedoch nicht ausgeführt, sondern nach 3—4 Stunden tritt in der durch die Einschnürung angedeuteten Teilungsebene ein anfangs kleines, allmählich größer werdendes Kügelchen auf (Fig. 45). Dasselbe besitzt schwächeres Lichtbrechungsvermögen als die Granulationen im Plasma und macht aufangs den Eindruck einer Vakuole. Im fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparat nimmt es aber ganz dunkle Färbung an und behält diese auch noch, wenn man aus dem ganzen Plasma den Farbstoff auszieht.

Irgendwelche Verlagerungen im Plasma habe ich vor dem Auftreten dieses Gebildes nicht beobachtet, obwohl ich im Hinblick auf die Strömungserscheinungen bei Bacillus bütschlii besonders aufmerksam danach gesucht habe. Erst während des weiteren Wachstums dieses sich zur Spore entwickelnden Gebildes treten allmählich

Veränderungen der Zelle ein. Sie bestehen in einem Abblassen der stark lichtbrechenden Körnchen bis zu ihrem vollständigen Schwund, und zwar schreitet dieser Prozeß von den Polen des Stäbchens nach der Mitte fort (Fig. 46—48, 54—56). Das in Fig. 45 gezeichnete Stäbchen hatte in einer Stunde den in Fig. 46 gezeichneten Zustand erreicht, nach drei weiteren Stunden war die Abblassung der Pole noch deutlicher, und die Sporenanlage bedeutend größer. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen im Innern, bei denen ich auch keinerlei Lageveränderungen von Körnchen wahrnehmen konnte, wird die Gestalt des Stäbchens verändert. Die Sporenanlage fängt an die Zelle bauchig aufzutreiben (Fig. 47); da diese Auftreibung gerade an der Einschnürungsstelle beginnt, wird diese gewissermaßen halbiert und nach beiden Polen verschoben. Wir bemerken in Fig. 47 bereits zwei Einschnürungen zu beiden Seiten der Sporenanlage. Diese Einschnürungen werden allmählich tiefer, während die Pole des Stäbchens sich spitzer ausziehen (Fig. 47). So entsteht ein spindelförmiger Körper mit drei Aufbauchungen, die durch zwei Einschnürungen getrennt sind.

Im Laufe der nächsten Stunden wachsen die beiden polaren Spindelhälften in entgegengesetzter Richtung zu langen Fäden oder Stäbchen aus, indem sie mit der Verlängerung entsprechend dünner werden (Fig. 48, 49). Die Sporenanlage schwillt immer mehr an, die Granulierung der Zelle verschwindet; die anfangs deutliche alveoläre Struktur der Spindelenden wird undeutlicher.

Die Sporenanlage wird während des Anwachsens der Spindel allmählich stärker lichtbrechend und schärfer begrenzt. Man bemerkt schließlich auf ihrer Oberfläche eine scharfe, dunkle Grenzlinie (Fig. 49), die an gefärbten Präparaten (Eisenhämatoxylin) durch einen Saum von dem ganz schwarz gefärbten Sporeninhalt getrennt erscheint (Fig. 59).

Die fertige Spore (Fig. 50) besitzt so starkes Lichtbrechungsvermögen, daß sie keinerlei Details erkennen läßt. Man kann eine Unterscheidung von Membran und Inhalt nicht mehr wahrnehmen. Im gefärbten Präparat bleibt jetzt die Spore ganz ungefärbt, selbst wenn man nach langem Beizen und Färben mit Eisenhämatoxylin, die übrigen Bestandteile des Stäbchens tief schwarz gefärbt hat (Fig. 60). Während des ganzen Vorgangs der Sporenbildung habe ich hiernach innerhalb der Sporenanlage keinerlei Differenzierung wahrnehmen können. Sie blieb vom Moment ihres Auftauchens während des ganzen Wachstums homogen.

Dieses Resultat steht in direktem Gegensatz zu meinen Beobachtungen am Bacillus bütschlii. Ich habe die Überzeugung, daß nicht nur die Kleinheit des Objekts etwa die Ursache dafür ist, daß man bei Bacillns sporonema keine Strukturen in der Spore wahrnimmt; Körnchen müßte man in einem 2 μ und mehr besitzenden Gebilde wahrnehmen können, wenn sie vorhanden wären. In dem Abschnitt über die Dentung der Beobachtnngen werde ich die Ansicht, die ich mir über diese Sporulation gebildet habe, aus einandersetzen.

Besonders bemerkenswert ist die Bildung der langen Polfäden. Da meist zahlreiche Bazillen sporulieren, entstehen große mehr oder weniger dichte Filzwerke von Sporen auf der Oberfläche des Wassers (Fig. 61), indem die langen Fäden in chaotischer Weise mit einander verflochten werden. Ähnliches ist mir bei anderen Bakterien nicht bekannt geworden. Ich fasse diese Fadenbildung als eine Anpassnngserscheinung an das Leben in der Brandungszone auf. Die Fäden können zur Verankerung und Befestigung auf der Unterlage dienen; beim Abfließen des Wassers während der Ebbe werden die langen Fäden sich zwischen Fremdkörpern fangen und haften bleiben. Sie werden so leichter bei Ansturm der Flut wieder nnter Wasser gelangen. Zugleich kann aber diese Fadenbildung auch als Mittel zur Ausbreitung der Art dienen. Diejenigen Sporen, die nicht verankert werden, können, weil sie infolge der langen Anhänge schwimmfähig sind, mit dem abströmenden Wasser mitgeführt und mit der Flut an andere Stellen des Ufers geschlendert werden, dort zur Verankerung gelangen, unter Wasser kommen, auskeimen und sich vermehren.

Zusammen mit der Labyrinthala fand ich in derselben Zone häufig ein kleines Bacterium, das unbeweglich ist nnd keine Endosporen bildet; dieser Organismus ist ebenfalls vorzüglich an die Brandungszone angepaßt, erreicht aber die Verankerung, den Schutz gegen Austrocknung und die Schwimmfähigkeit durch ein ganz anderes Mittel als unser Bacillus, nämlich durch Ausbildung einer enorm dicken, klebrigen Gallerthülle.

Abgesehen von der Bildung der Polfäden bei Bacillus sporonema, die eine Besonderheit dieser Form darstellen, weicht auch die Bildung der Sporenanlage von den bei anderen Arten beobachteten Vorgängen ab. Meist ist nämlich die junge Sporenanlage stärker lichtbrechend als der übrige Zellinhalt, während sie hier anfangs schwächer lichtbrechend erscheint als die Granulationen des Plasmas, und erst allmählich stärkeres Lichtbrechnngsvermögen erhält. Während

bei Bacillus bütschlii die Sporenanlage durch Zusammentreten von stärker lichtbrechenden Körnchen gebildet wurde, taucht sie bei Bacillus sporonema als einheitliches schwach lichtbrechendes winziges Körnchen auf, das dann sich ganz allmählich vergrößert, ohne irgend welche Struktnr erkennen zu lassen. Hierin stimmt diese Form bis auf das schwache Lichtbrechungsvermögen des Körnchens mit anderen Bakterien überein. Bei Bacillus snbtilis z. B. tritt nach Prazmowski und Brefeld (cit. nach Migula, System der Bakterien I, p. 182) nnter den anfangs gleichartigen Körnchen des Plasmas eins auf, welches allmählich unter Erhöhnng des Lichtbrechungsvermögens an Größe zunimmt nnd zur Sporenanlage wird, während die Körnelung des übrigen Plasmas schwächer wird und znletzt ganz verschwindet.

Die Keimung der Sporen.

Bringt man Sporen des Bacillns sporonema, die an der Luft getrocknet waren, in Meerwasser oder in die von mir verwendete Nährlösung, so kann man bei den meisten die Auskeimung beobachten. Das Anstrocknen scheint aber notwendig zu sein, denn nasse Sporen keimten niemals aus, auch wenn sie in neue Nährlösung gebracht wurden. Da ich 1896/97 nur wenig Zeit für die gelegentlichen Beobachtungen an diesem Bacillus übrig hatte, konnte ich keine umfangreichen Experimente über die Auskeimungsbedingungen anstellen, ich konnte nnr den Auskeimungsprozeß wiederholt am lebenden Objekt in der fenchten Kammer beobachten, glaube aber, daß diese Form ein dankbares Objekt für die experimentelle Untersuchung der Anskeimungsbedingungen sein würde.

Die trockene Spore schwillt, wenn man sie in Meerwasser oder Nährlösung bringt, zunächst bedeutend an und kann das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe erreichen. Fig. 63 stellt die in Fig. 62 abgebildete trockene Spore nach dreistündigem Anfenthalt in Meerwasser dar. Mit der Quellung nimmt das Lichtbrechungsvermögen der Spore bedentend ab, doch habe ich auch jetzt keinerlei Strukturen an derselben wahrnehmen können, nicht einmal die Abgrenzung der Membran als doppelt konturierte Linie war sehr dentlich.

Dann trat plötzlich, so schnell, daß man es nicht beobachten konnte, im Äquator der eiförmigen Spore der Keimling als kleiner blasser Buckel hervor (Fig. 64); gleichzeitig wurde im Äqnator eine feine Rißlinie, die mir zuweilen schon kurz vorher angedeutet zu sein schien, dentlich (Fig. 64), sie erweiterte sich während des weiteren Hervortretens des Stäbchens zu einem deutlichen Spalt (Fig. 65, 66).

Im Innern der Sporenhülle konnte ich keine Strukturveränderung bemerken, die Konturen des austretenden Stäbchens ließen sich stets nur bis zur Hülle verfolgen. Das Lichtbrechungsvermögen der Hülle allein ist so stark, daß man die schwächer lichtbrechenden Gebilde in ihrem Innern nicht wahrnehmen kann. Das Austreten des Stäbchens dauerte nur 30—45 Minuten: ich hatte den Eindruck, daß es gar nicht auswächst, sondern nur langsam ausschlüpft, nachdem es schon während der Quellung der Spore seine richtige Größe erhalten hatte. Nachdem es ganz den Spalt der Sporenhülle verlassen hatte, trat aus demselben eine sehr zarte, schwach lichtbrechende flockige Masse aus (Fig. 66, 67), die mit kleinsten Körnchen durchsetzt schien. Diese Masse löste sich bald im Wasser. Erst etwa eine Stunde nach dem Ausschlüpfen begann das Stäbchen eine zitternde Bewegung zu zeigen, die von Pausen unterbrochen war, bis es dann plötzlich sich vorwärts bewegte. Die leere Sporenhülle blieb noch etwa 24 Stunden deutlich erhalten, blaßte immer mehr ab, ohne ihre Gestalt wesentlich zu ändern, und verschwand dann allmählich, indem sie nur die Sporenfäden zurückließ, die erst mehrere Tage später blasser wurden und schließlich auch sich auflösten.

Während die Zeiträume des Quellungsprozesses recht verschieden lang sein können (etwa 3—12 Stunden), erfolgte das Auskeimen des Stäbchens selbst stets in 30—45 Minuten.

Das junge Stäbchen ist sehr blaß und im Leben stets frei von Granulationen, nur einige hellere Alveolen sind in demselben mit Mühe zu erkennen (Fig. 66). Das fixierte und mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparat dieser Stadien läßt stets einige dunkler tingierte Granula zwischen den blassen Alveolen erkennen.

Die hier geschilderte Art der Sporenkeimung weicht von den mir aus der Litteratur bekannten Arten vor allem dadurch ab, daß das Austreten des Keimlings sehr schnell erfolgt. Von den drei Arten der Keimung, die Migula in seinem Handbuch (l. c. p. 192) schildert, kommt die dritte meiner Form am nächsten.

Als Beispiel für diese, durch einen äquatorialen Riß der Sporenhülle charakterisierte Art der Auskeimung führt Migula die von Prazmowski und Brefeld am genauesten untersuchte Keimung des Bacillus subtilis an. Ebenso wie bei meiner Form beginnt hier der Prozeß damit, daß die längliche, stark lichtbrechende Spore sich bedeutend vergrößert unter Abnahme des Lichtbrechungsvermögens. Die dann auftretende Verdunkelung der Pole, während der Äquator heller wird, habe ich bei meiner Form nicht beobachtet. Wenn überhaupt der äquatoriale Riß schon vor dem Austreten des Keim-

lings wahrnehmbar war, so stellte er nicht eine helle, sondern eine dunklere, äußerst zarte Linie dar.

Deutung der Befunde.

Der hier kurz geschilderte Organismus stimmt in seinen vegetativen Stadien und in seiner Vermehrung durch Teilung mit ähnlichen bekannten Bakterien in allen wesentlichen Punkten so gut überein, daß seine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe wohl nicht in Frage gestellt werden kann. Begeißelung, Körnelung des Protoplasmas, Gröberwerden der Granulationen beim Wachstum, alveoläre Strukturen des Zellinhalts, Teilung durch einfache Durchschnürung sind in Übereinstimmung mit den Beobachtungen anderer Forscher an Bakterien zu finden. Abweichend und besonders interessant erscheint mir nur die Art der Sporenbildung, bei der wie beim Bacillus bütschlii wiederum als Vorspiel ein Teilungsversuch beobachtet wurde.

Meine subjektiven Vorstellungen über den Bau des Bacillus sporonema entsprechen denjenigen, welche ich bei der Deutung meiner Befunde bei Bacillus bütschlii ausgesprochen habe. Ich halte die Struktur des Plasmas der vegetativen Zelle wie dort für eine alveoläre im Sinne Bütschli's. Das Plasma stellt eine Emulsion von verschiedenen, mehr oder weniger flüssigen Substanzen dar, bei der schwächer lichtbrechende, also wohl dünnflüssigere, in Tröpfchenform in stärker lichtbrechendem, zäher flüssigem Medium suspendiert sind.

Die Kernsubstanzen, welche bei den Zellen der höheren Organismen, mit plasmatischen Bildungen ein morphologisch differenziertes Gebilde, den Zellkern bilden, sind hier nicht (nicht mehr oder noch nicht?) in dieser Weise morphologisch differenziert, sondern diffus durch das Plasma verteilt, selbst bei der Sporenbildung kommt es hier nicht, wie bei Bacillus bütschlii, zu der morphologischen Sonderung eines dem Zellkern der höheren Zellen ähnlichen Zellbestandteiles. Ich vermute, daß diese Form gegenüber dem Bacillus bütschlii noch auf eine niedrigere Stufe der Organisation gesunken ist (oder stehen geblieben ist?) und keinen Zellkern während der ganzen Entwickelung besitzt.

Zu der Vorstellung eines Herabsinkens von höherer zu niederer Organisation bestimmt mich der Teilungsversuch vor der Sporenbildung, den ich mir leichter erklären kann als den Rest eines Kopulationsvorganges, der sich bei den Vorfahren zwischen Schwesterzellen abspielte und zur Ausbildung einer Zygote führte. Die Vorgänge vor

der Sporenbildnng bei Bacillus bütschlii und Bacillus sporonema stellen nach meiner Auffassnng zwei Etappen auf dem Wege dar, der von der Kopulation wie bei Hefen und anderen Pilzen (Basidiobolus) zum vollständigen Verlust der Befruchtung wie bei den meisten bekannten Bakterien führte.

Zur Begründung meiner morphologischen Auffassung der Sporenanlage des Bacillus bütschlii als Zellkern möchte ich noch einige Worte zu meinen Auseinandersetzungen in der ersten Mitteilung hinzufügen. Der Kritiker dieser Arbeit, Arthur Meyer hat meinen Ausführungen entnommen, daß ich die Körnchen in den Knotenpunkten der Plasmaalveolen im vegetativen Zustande für Kernsubstanzen halte, weil ich die später durch Zusammengruppierung von ähnlichen Körnchen entstehende Sporenanlage für einen Zellkern erklärte. Dies ist nicht meine Ansicht. Ich habe weder bei Bacillus bütschlii noch bei Bacillus sporonema irgendwelche Behauptungen über die chemische Natur der Grannlationen in der Zelle aufgestellt, vielmehr ausdrücklich betont, daß sich die Körnchen gegen Farbstoffe verschieden verhalten und meinen Standpunkt gegenüber dem mikrochemischen Nachweis von Kernsubstanzen genau präzisiert (S. 317) indem ich sagte: „Ich stehe bezüglich des färberischen Nachweises von Kernsubstanzen auf dem Standpunkt A. Fischer's und habe die Überzeugung, daß die Färbbarkeit des sog. Chromatin nicht ein chemischer sondern ein physikalischer Vorgang ist“ .. nnd „meines Erachtens ist das einzige sichere Kriterinm des Zellkerns das morphologische“.

Ich erkläre also jetzt nochmals ausdrücklich, daß ich es für möglich halte, daß die Körnchen in den Knotenpunkten der Alveolen ganz verschiedene chemische Produkte sind; es mögen darunter Reservestoffe wie Fett, Volntanskugeln, Glycogentropfen etc. und auch Kernsubstanzen sein; daß ein Teil derselben Reservestoffe darstellt, wird sogar durch die allmähliche Anhäufung während des vegetativen Lebens nicht unwahrscheinlich, aber auch geformte Prodnkte der regressiven Metamorphose können darunter sein. Mit diesen chemischen Fragen hatte meine rein morphologische Betrachtnngsweise gar nichts zu thnn. Über den Aggregatzustand der Kernsubstanzen im vegetativen Zustande, ob sie als Körnchen auftreten oder gelöst und diffus verteilt sind, vermochte ich auch nichts auszusagen, weil ich eine chemische Reaktion für dieselben nicht anerkennen konnte.

Wenn ich die Chromidien der Protozoen zum Vergleich herangezog, so geschah dies nur um darauf hinzuweisen, daß wir dort auch

kernlose Stadien kennen; ich will also die Chromidien nicht mit den Körnchen des vegetativen Bazillenstadiums homologisieren.

Auch bei den Studien über die Chromidien der Protozoen sind für mich nur morphologische Erwägungen leitend. Ich benutze die Färbungen um mir Strukturen deutlicher zn machen, schließe aber nicht aus gleicher oder ungleicher Färbbarkeit auf Zugehörigkeit oder Nichtzugehörigkeit zu Kernsubstanzen. Wenn ich finde, daß ein echter, morphologisch differenzierter Zellkern (wie bei Foraminiferen) sich in kleine Brocken auflöst, so spreche ich diese als Kernbestandteile an, weil ich ihre Entstehung aus dem Zellkern verfolgt habe, aber nicht weil ich mir diese Gebilde durch dieselbe Färbung wie den Kern deutlicher machen kann; ganz ohne Färbung sieht man diese Dinge auch. Wenn ich umgekehrt sehe, daß gewisse im Plasma nnregelmäßig verteilte, durch ihr optisches und färberisches Verhalten von ersterem unterscheidbare Gebilde zu einem morphologisch scharf differenzierten Körper znsammentreten, der alle Eigenschaften eines echten Zellkerns besitzt, so erkläre ich die den Kern aufbauenden Gebilde für Kernsnbstanzen.

Wenn ich bei Bacillns bütschlii, die jnnge Sporenanlage durch Znsammengrnppierung aus Körnchen entstehen sah und die Ähnlichkeit dieser Anlage mit einem Zellkern mich veranlaßt, diese Körner für Kernsubstanzen zu halten, so ist hierfür nicht das färberische Verhalten maßgebend, sondern nnr das morphologische. Ich habe nicht behauptet, daß die Körnchen in den Knotenpnnkten der Alveolen des vegetativen Stadiums, die des Körnerbandes und die der Sporenanlage von der gleichen Snbstanz gebildet werden. Die ersteren können sehr wohl Reservestoffe sein, während im vegetativen Znstand die Kernsubstanzen ganz diffus verteilt waren, durch die Resorption der Reservestoffe können dann bei der Sporenbildung die Kernbestandteile vermehrt nnd als Körnchen niedergeschlagen werden. Mag man sich nun die chemischen Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Plasmasubstanzen vorstellen, wie man wolle, sicher wissen wir nur daß sie bestehen. Wird doch der Kern der höheren Zellen anch vom Plasma ernährt; er wächst bald mehr bald weniger im Verhältnis zu letzterem und beide geben Stoffe aneinander ab. Wenn die bei anderen Bakterien als Reservestoffe nachgewiesenen Gebilde beim Aufban der Sporen verschwinden, so wird man doch nicht annehmen, daß die Spore nur aus verdichteten Reservestoffen besteht, sondern sie dürfte als vollständige Zelle auch Protoplasma und Kernsubstanzen enthalten. Da nun beim ganzen Entwicklungszyklus von Bacillus bütschlii nnr bei der Sporen-

bildung eine deutliche morphologische Absonderung eines den Zellkernen ähnlichen Gebildes aus dem Protoplasma stattfand, lag nichts näher, als dieses Gebilde für einen Zellkern zu erklären, ebenso wie Bütschli bei den Formen mit Centralkörper dieses Gebilde wegen seiner morphologischen Eigenschaften für ein Äquivalent der Zellkerne der höheren Zellen erklärt hat.

Bütschli betont, daß man die Kernnatur des Centralkörpers sicher stellen könnte, wenn man die mitotische Vermehrnng desselben nachweisen würde. Hierauf dürfte man kanm hoffen, da die Mitose durchaus nicht ein Kriterium aller Zellkerne ist. Viele Einzellige haben andere Kernvermehrnngsmodi.

Die Zellforschung, die ihre Vorstellnngen über das Wesen des Kerns und Protoplasmas im wesentlichen beim Studium der Metazoen und Metaphyten gewonnen hat, scheint mir einen zu scharfen Gegensatz zwischen Kern und Protoplasma konstruiert zu haben. Veranlaßt wurde sie hierzu dnrch die Feststellnng der stereotypen morphologischen Sonderung des Kerns und Protoplasmas bei den höheren Organismen. Wie der Satz „omnis cellula e cellula“, so gilt hente bereits als sicher „omnis nucleus e nucleo“, dank den Forschnngen über die Mitose des Zellkerns. Nun haben wir aber im Laufe der letzten Jahrzehnte eine große Welt von Lebewesen kennen gelernt, die Protozoen, bei denen sicher erwiesen ist, daß die Zellteilung nicht immer von jener stereotypen Mitose des Kerns begleitet wird; sondern wir kennen bereits eine große Zahl von Variationen nnd Übergängen von der einfachen direkten Kerndurchschnürung bis zu der kompliziertesten Mitose. Ganz anders verläuft ferner die multiple Kernvermehrung, die auch in zahlreichen Fällen sicher erwiesen ist. Lange bekannt ist außerdem der Dimorphismus der Kernverhältnisse bei den Infnsorien, bei denen für den Makronnkleus der Satz „nuclens e nucleo“ durchaus nicht in der Weise gilt wie bei den Metazoen. Endlich haben wir in letzter Zeit die Chromidien kennen gelernt nnd die jüngsten Untersnchungen lehren, daß diese Gebilde in der That diffus verteilte Massen von Kernsnbstanzen sind, aus denen durch morphologische Differenzierung echte Zellkerne entstehen. Ich kann hier nicht auf diese Vorgänge genauer eingehen und verweise daher nnr auf die neueste Litteratur,[1]) aus der hervorgeht, daß bei den Protozoen Kern und

[1]) cf. R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Diese Zeitschrift Bd. I, p. 1. — F. Schaudinn, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. In: Arbeiten a. d. kaiserl. Gesundheitsamt. Vol. 19. 1903. p. 547.

Protoplasma nicht immer so scharf gesonderte Gebilde zu sein branchen, wie bei den höheren Organismen. — Diese Überlegungen haben mich zu der auseinandergesetzten Auffassnng der Kernverhältnisse bei den beiden von mir studierten Bakterien geführt. Solange keine morphologische Sonderung des Kerns und Protoplasmas möglich ist, scheint es mir überflüssig darüber zn streiten, ob die Bakterienzelle einen plasmalosen Zellkern oder ein kernloses Protoplasma darstellt, da für mich Kernsubstanz und Protoplasma nnzertrennliche Gebilde sind.

Tafelerklärung.

Tafel XII.

Alle Figuren beziehen sich anf Bacillus sporonema aus dem Meerwasser bei Rovigno. Sie wurden mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen, bei Zeiss' apochromatischem Obj. homog. Immersion 2 mm und dem Kompensationsocular 18. Vergrößerung ca. 2250. Nur Fig. 61, die ein Habitusbild darstellt, ist etwas schwächer vergrößert.

Fig. 1—9. Vegetative Stadien des Stäbchens nach dem Leben, zur Demonstration der verschiedenen Länge und Dicke, sowie der Variabilität in der Anordnnng der helleren Alveolen nnd stärker lichtbrechenden Körnchen des Protoplasmas.

Fig. 10—12. Teilnng eines schlanken Stäbchens, das nnr eine Alveolenreihe und wenige stärker lichtbrechende Körnchen aufweist. Nach dem Leben.

Fig. 13—20. Abnorme Stadien der Stäbchen, sog. Involntionsformen (cf. Text). Nach dem Leben.

Fig. 21. Zerfall einer Involntionsform in Körnchen. Nach dem Leben.

Fig. 22. Stäbchen mit Geißeln; Osminmdämpfe. Trockenpräparat.

Fig. 23—31. Vegetative Stadien des Stäbchens in konserviertem Znstande. Snblimatalkohol; Eisenhämatoxylin.

Fig. 32—36. Knnstprodukte, die an den Stäbchen dnrch ungeeignete Präparation hervorgerufen wurden.

Fig. 32. Fixierung mit Alkohol absolntus; Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 33. Trockenpräparat; Alkohol-Äther-Fixierung; Romanowski'sche Färbnng.

Fig. 34. Präparat über der Flamme getrocknet; Methylenblaufärbung.

Fig. 35. Trockenpräparat; Alkohol-Äther-Fixierung; Delafield's Hämatoxylin.

Fig. 36. Pikrin-Schwefelsänre-Fixierung; Pikrokarmin-Färbung.

Fig. 37. Zerqnetschtes Stäbchen, dessen Inhalt herausgetreten ist. Snblimatalkohol; Eisenhämatoxylin.

Fig. 38—40. Drei Teilnngsstadien der schmäleren, körnchenarmen Stäbchenform. Snblimatalkohol; Eisenhämatoxylin.

Fig. 41—42. Zwei Teilnngsstadien der dickeren, körnchenreichen Stäbchenform. Snblimatalkohol; Eisenhämatoxylin.

Fig. 43—50. Sporenbildnng, die an demselben Objekt im Leben verfolgt wurde.

Fig. 43. Körnchenreicher, dicker Bacillns, der an der Oberfläche des Wassers znr Ruhe gelangt ist.

Fig. 44. Teilungsversuch desselben; nach etwa zwei Stunden.

Fig. 45. Auftreten der blassen Sporenanlage in der Teilungsebene; nach vier Stunden.

Fig. 46. Die Sporenanlage hat sich in einer Stunde vergrößert, die Pole des Stäbchens werden heller.

Fig. 47. Dasselbe, drei Stunden später; die Sporenanlage ist noch weiter gewachsen, die Pole des Stäbchens werden spitz und beginnen in entgegengesetzter Richtung auszuwachsen.

Fig. 48. Dasselbe, zwei Stunden später; die Sporenanlage ist deutlicher begrenzt und spindelförmig vom übrigen Körper abgegliedert, die Enden des Stäbchens sind noch weiter ausgewachsen, die Körnchen sind fast verschwunden.

Fig. 49. Dasselbe, zwei Stunden später; die Sporenanlage ist stärker lichtbrechend geworden, sie scheint bereits die Sporenhülle ausgebildet zu haben.

Fig. 50. Dasselbe zwölf Stunden später; die Spore ist nun fertig; die Enden des ursprünglichen Stäbchens sind zu langen, starren Fäden ausgewachsen.

Fig. 51—60. Eine kombinierte Reihe von konservierten Stadien der Sporenbildung, die Fig. 43—50 entspricht. Sublimatalkohol; Eisenhämatoxylin. Die Sporenanlage färbt sich bis zu ihrer Fertigstellung tiefschwarz. In der fertigen Spore ist der Inhalt nicht färbbar.

Fig. 61. Filzwerk von Sporen auf der Oberfläche des hängenden Tropfens. Nach dem Leben.

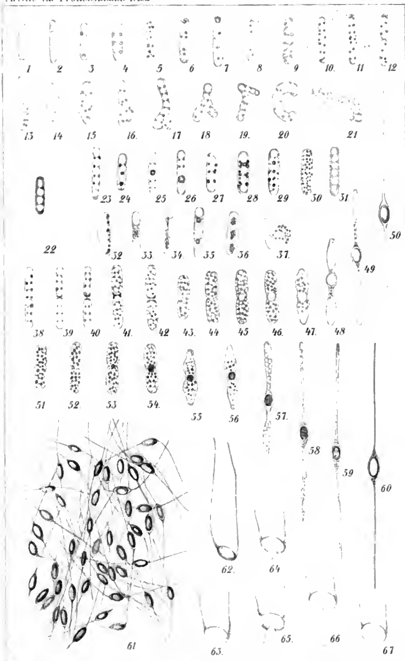
Fig. 62—67. Auskeimung einer Spore. Nach dem Leben an demselben Objekt verfolgt.

Fig. 62. Unveränderte Spore, die auf dem Deckglas angetrocknet war.

Fig. 63. Dieselbe nach dreistündigem Aufenthalt im Meerwasser.

Fig. 64—66. Austreten des Stäbchens in der Zeit von etwa 45 Minuten.

Fig. 67. Leere Sporenkapsel, die außer dem Stäbchen noch eine fein granulierte, gallertige Masse entleert hat.



Verl. v. Gustav Fischer, Jena

Beiträge zur Kenntnis von Trachelius ovum.

Von

Clara Hamburger.

(Aus dem Zool. Institut zu Heidelberg.)

(Hierzu Tafel XIII u. XIV und 4 Textfiguren.)

Trachelius ovnm war als ein nicht sehr seltenes und außergewöhnlich großes Infusor schon zu einer Zeit bekannt, als unsere optischen Hilfsmittel noch sehr primitive waren, und ist seither, wegen seines interessanten und von verwandten Infusorien in vielen Punkten abweichenden Baues, öfters untersucht worden.

Diese Studien beschäftigten sich vorzugsweise mit der Benrteilung zweier, am Körper des Tieres wahrnehmbarer Organe, welche sehr verschiedene Deutung erfuhren.

Im Jahre 1889, als Bütschli sein Protozoenwerk abschloß, war eine Einigung noch nicht erzielt, und wir finden dort (89) die Bemerkung, daß die immer noch nnaufgeklärten Verhältnisse der Organisation des Trachelius erneuter Beachtnng wert wären.

Dies veranlaßte mich, als ich das Tier im Herbst des Jahres 1901 in größerer Menge fand, es näher zu untersuchen.

Erst nach Beendigung der Untersuchung erlangte ich Kenntnis von der Arbeit, welche Fabre-Domergue im Jahre 1891 über Trachelius veröffentlicht hat.

Obgleich derselbe in einigen strittigen Punkten Klarheit gebracht hat, schien die Veröffentlichung meiner Untersnchungen nicht nutzlos, da sie einerseits — unabhängig von Fabre — zn denselben Resnltaten führten, andererseits im stande sind, die Seinigen zu ergänzen. In einigen, nicht unwesentlichen Punkten endlich scheinen

mir die von dem französischen Forscher aufgestellten Behauptnngen einer Berichtigung zn bedürfen.

Litteratnr. Der leichteren Orientierung wegen schicke ich eine kurze historische Einleitnng voraus, obgleich sich schon in der oben erwähnten Arbeit von Fabre (91) eine solche findet.

Dem großen Infusorienwerke von Ehrenberg (38) entnehmen wir, daß das von Eichhorn (75) als „gespitzte Kugel“ beschriebene nnd abgebildete Tier mit Trachelius ovum identisch sei nnd Trachelins somit schon 1775 in der Litteratnr erwähnt wurde. Eine 1793 von Abildgaard (93) als Bursaria rostatella beschriebene Form, welche nach Ehrenberg mit Trachelius ovum synonym sein soll, stimmt nach Bütschli (89, Litteraturverzeichnis), sicherlich nicht mit Trachelius überein, so daß die erste wissenschaftliche Benennnng desselben von Schrank herrührt, der das Tier in seiner „Fauna boica“ (03. Bd. III. Abt. I, p. 60) beschreibt.

Ehrenberg selbst hatte ursprünglich, da er den Rüssel des Tieres für einen Schwanz hielt, eine Gattung Ophryocerca geschaffen und Trachelius als Ophryocerca ovum beschrieben. Als er die wahre Natur des Organes erkannte, stellte er es wiederum zu Trachelius, und seitdem geht es unter diesem Namen.

Das reichverzweigte Endoplasma des Tieres hielt Ehrenberg für den Darm, der bei keinem polygastrischen Tiere so gut zu sehen sei wie hier; die pnlsierenden Vakuolen deutete er als kngelartige Magenblasen und hielt sie für starker Erweiterung fähig, da er annahm, daß die großen Nahrungsballen in ihnen lägen. Den Mnnd stellte er als tiefe Einsenkung des Körpers am Grunde des Rüssels dar, und den langgestreckten Makronukleus beschrieb er als bandartige Drüse.

Dieser Dentnng des Endoplasmas als Darm trat zuerst v. Siebold (45) entgegen, indem er erklärte, daß derselbe ein äußerst lockerer, keineswegs hohler Parenchymstrang sei. Cohn (53) bestätigte die Angabe, daß es sich hier nicht nm einen Darmapparat handle, sondern daß das Innere des Tieres von einer wasserhellen Flüssigkeit erfüllt sei, dnrch welche sich Fäden und Stränge einer dichten Schleimsubstanz, von der Rinde ansgehend, hindurchziehen, zu dünneren oder dickeren Massen zusammentreten oder netzförmig sich verästeln, in besonders dichter Schicht aber den gelblichen Kern umgeben. — Auch die kontraktilen Vakuolen erkannte er als solche und beobachtete ihre Kontraktionen.

Lachmann (56) verteidigte dann von nenem — wenn auch etwas modifiziert — die Ansicht Ehrenberg's von der Entwicklung eines

Darmapparates, beschrieb jedoch den Ösophagus des Tieres weit richtiger wie dieser, als ein mit stäbchenförmigen Verdickungen versehenes, in der Ruhe kollabiertes Organ.

Gegenbauer (57) entdeckte dann eine zweite, in der Mitte des Tieres liegende Öffnung, die er für den Mund hielt, während er die von Ehrenberg so gedentete Öffnung als ein der Wasseraufnahme und Wiederabgabe dienendes Organ bezeichnete. Auch er hielt die das Innere des Tieres durchsetzenden Stränge für den Darmapparat, welcher die von Flüssigkeit erfüllte Körperhöhle dnrchziehe.

In den „Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes“ verteidigten Claparède und Lachmann teils nach privaten Mitteilungen von Lieberkühn und Kenntnisnahme von dessen Abbildungen, teils anf Grund eigener Anschaunng nochmals die Ansicht Ehrenberg's, die erst dnrch Stein's (59) Untersnchungen endgültig widerlegt wurde (nnr Slack (91) kehrt nochmals zn derselben zurück).

Stein schilderte im ersten Band seines Werkes den inneren Bau in ähnlicher Weise wie Cohn.

Die von Gegenbaur als Mund gedeutete Öffnung hielt er für ein der Wasseraufnahme dienendes Organ; eine Öffnnng am Grunde derselben konnte er zwar nicht deutlich erkennen, zweifelte jedoch nicht an ihrer Gegenwart. Mit Ehrenberg und Lachmann deutete er die am Grunde des Rüssels gelegene Öffnung als Mund — schon aus Analogie mit den Verhältnissen bei dem nahe verwandten Dileptus.

Balbiani (61) als der nächste, welcher Trachelius näher untersuchte, schloß sich in der Deutnng der mittleren Körperöffnnng Gegenbaur an; die von Ehrenberg, Lachmann und Stein für den Mund gehaltene Öffnung beschrieb er als Geschlechtsöffnnng, die mit dem Ovarinm (Makronnkleus der späteren Autoren) in direkter Verbindung stehe. Er begründet seine Dentung damit, daß bei Konjugationszuständen sich die beiden Tiere mit diesen Öffnungen au einander legen.

O. Schmidt (64) stimmt mit Balbiani in der Deutung der beiden Körperöffnungen des Trachelius überein; während Schwalbe (66) in der Beurteilung der inneren Organisation des Tieres, sowie der beiden Körperöffnungen sich im wesentlichen Stein anschließt. Letzterer (67) änderte nach erneuten Untersuchungen seine Ansicht dahin, daß die hintere, von Gegenbaur nnd Balbiani für den Mund gehaltene Grube ein sehr vergängliches, nicht bei allen Individnen wahrnehmbares Gebilde sei, und daß sie — wenn vorhanden — stets unr eine blinde, taschenförmige Vertiefung zu sein scheine.

Kent giebt in seinem: „Mannel of the Infusoria (81—82, p. 522) eine Beschreibung des Trachelius, welche sehr knapp nnd unvollständig ist; in der Dentung des Mnndes stimmt er mit Stein überein; die mittlere Grube erwähnt er garnicht.

Im Jahre 1888 kam dann Balbiani; anläßlich seiner experimentellen Untersuchungen über die Regeneration des Trachelius, nochmals auf die Körperöffnnngen desselben zu sprechen und hielt an seiner nrsprünglichen Deutung derselben fest.

Auf die schon eingangs erwähnte Arbeit von Fabre-Domergue (91) will ich erst im Zusammenhange mit den eigenen Untersnchnngen näher eingehen.

Hier sei nur soviel bemerkt, daß derselbe in Übereinstimmung mit erneuten, nicht veröffentlichten Untersuchuugen Balbiani's und nnabhängig von diesem, das von Balbiani bis dahin als Geschlechtsöffnung gedeutete Organ als Mund beschreibt. Von dem zweiten Organe, welches er als „fosse ventrale" bezeichnet, stellt er nur fest. daß es eine blinde Tasche darstelle, ohne ihm jedoch irgend welche anatomische oder physiologische Bedentung zuzuschreiben.

Methoden und Material.

Ehe ich zu den eigenen Untersnchungen übergehe, möchte ich über die verwendeten Methoden einiges wenige bemerken. Die Konserviernng der Tiere stößt — wie das bei ihrem großen Wassergehalt von vornherein anzunehmen ist — auf bedentende Schwierigkeiten. Sublimatlösung, sowie solche mit Essigsäure gemischt, ergaben, ebenso wie Formol, in verschiedenster Konzentration sehr wenig befriedigende Resultate. Dagegen bewahrten die mit 1 proz. Osmiumsäure oder mit deren Dämpfen getöteten Tiere, sowohl die änßere Körperform, als auch die innere Struktur sehr gnt. Um zu starke Bräunung zn verhindern, wurden die Tiere nur einige Minuten der Osmiumwirkung ausgesetzt und dann, nach gehörigem Auswaschen in Wasser, durch tropfenweises Zusetzen von Alkohol in 70 Proz. Alk. übergeführt, wo sie bis zur weiteren Verarbeitung verblieben.

Diese geschah entweder in der Weise, daß die Tiere sehr vorsichtig weiter entwässert und dann durch Chloroform in Kanadabalsam übergeführt wurden, oder sie wurden, nach Einbettung in Paraffin, in Serienschnitte zerlegt. Neben Osmiumsäure wurden Flemming'sche und Hermann'sche Flüssigkeit, besonders bei nachher zu färbenden Objekten, mit Erfolg benutzt. Die Arten der Färbnng sollen — soweit dies notwendig — später Erwähnnng finden.

Zum Stndium ektoplasmatischer Gebilde nnd des Schlundes wurden mit Osminmsänre abgetötete Tiere nach der von SCHEWIAKOFF (89) angegebenen Methode in einen Tropfen 5 proz. Sodalösung gebracht und frei stehen gelassen, so daß die Lösung durch Verdunsten des Wassers allmählich konzentrierter wurde, sodann kamen sie in eine stark verdünnte Glycerinlösung, die gleichfalls dem Verdunsten ausgesetzt wurde.

Endlich noch einige Worte über die von mir angewandte Methode des Einbettens, da sich dieselbe auch für andere kleine, in geringer Zahl einzubettende Objekte als praktisch erwiesen hat.

Die Objekte werden in Chloroform oder auch schon früher in ein an beiden Enden offenes, 2 cm hohes, 0,5 cm weites Glascylinderchen gebracht, dessen untere Öffnung mit feiner Müllergaze verschlossen ist. Der Rand dieser Öffnung wird zweckmäßig etwas nach außen umgeschmolzen, um die Gaze recht fest und stramm über dieselbe spannen zu können. Man kann so die Objekte, ohne dieselben zu berühren, aus einer Flüßigkeit in die andere befördern, indem man den Cylinder in ein Gefäß von entsprechend größerem Durchmesser stellt, welches die gewünschte Flüßigkeit enthält. Ist das Objekt bis zum Chloroform befördert, so thut man in das äußere Gefäß einige Stückchen Paraffin, welches, nachdem es sich gelöst hat, die Müllergaze leicht durchdringt. Das Einbetten selbst geschieht in der Weise, daß der Cylinder in ein mit flüssigem Paraffin gefülltes Uhrschälchen übergeführt wird. Nach dem Erstarren des Paraffins wird dasselbe rings um den Cylinder abgebrochen, die Müllergaze entfernt, und der das Objekt enthaltende Paraffinblock läßt sich jetzt, vermittelst eines Glasstabes, mit Leichtigkeit aus dem Cylinder herausstoßen. Ehe alle die oben erwähnten Präparations- und Fixierungsmethoden in Anwendung kamen, wurden die Tiere eingehend lebend studiert und zwar sowohl freischwimmend im Uhrschälchen, als auch unter dem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglase; letzteres ist mit einigen Schwierigkeiten verbunden, da das Tier, wie später ausführlich dargelegt werden soll, schwer zur Ruhe zu bringen ist. Mit einiger Ausdauer gelingt es jedoch, und man kommt bald zu der Überzeugung, daß die Untersuchung am lebenden Objekte in vielen Punkten weit ergiebiger ist, als die des abgetöteten Materials und in jedem Falle stets zur Kontrolle heran gezogen werden muß.

Das zur Untersuchung verwandte Material stammt aus einem schattigen Weiher (oberhalb der Stiftsmühle unweit Heidelberg), dessen Boden reichlich mit welkem Laube bedeckt ist.

Biologisches.

Die Kulturen wurden in der Weise angesetzt, daß einiges Laub mit dem nötigen Wasser in die Kulturschalen gethan wurde, und dieselben, besonders in der kälteren Jahreszeit, erst ganz allmählich in die Zimmertemperatur gebracht wurden. Schon nach wenigen Tagen pflegten sich dann die Seitenwände der Kulturgefäße mit stattlichen Bäumen von Epistylis zu besiedeln, und damit war die Vorbedingung für das reichliche Auftreten des Trachelius gegeben. Einige wenige Individuen sah man dann wohl im Wasser umherschwimmen, dagegen konnte man sicher sein eine große Anzahl von ihnen an den Epistylisstöcken festsitzend zu finden, so daß sie sich mit einer Pipette leicht in größerer Zahl herausfangen ließen. Sie sitzen ihrer Unterlage fest auf und ich konnte nachweisen, daß es die in der mittleren Körpereinsenkung gelegene Grube ist, mit der sie sich festhalten und welche, wie ich hier vorgreifend bemerken will, als eine Art Saugnapf funktioniert.

Während sie sich so an einem Stiel der Epistylis seitlich festsaugen, verschlingen sie mit einem Bissen eine Epistylis des Nachbarzweiges.[1])

Nie konnte ich andere Nahrung im Körper der Tiere finden, weder Diatomeen noch Rotatorien, die Fabre-Domergue als Nahrung angiebt. Doch ist anzunehmen, daß sich die Tiere an anderen Lokalitäten auch in anderer Weise ernähren können.

Trotzdem sie arge Räuber sind, die eine Epistyliskolonie schnell soweit abgeweidet haben, daß nur die Stiele übrig bleiben, und man sie stets mit Nahrungsballen erfüllt antrifft, konnte keiner der bisherigen, zahlreichen Beobachter die Nahrungsaufnahme verfolgen.

Mir gelang es nach mehrwöchentlichen, oft stundenlang fortgesetzten Beobachtungen, nur einmal den Vorgang zu verfolgen. Aus dem Munde des schnell abgetöteten Trachelius ragte der Stiel der Epistylis noch hervor. Leider zerquetschte ich das Exemplar bei

[1]) Ähnliches mag auch Entz (9) beobachtet haben; jedenfalls glaube ich seine Behauptung, daß Trachelius sich zum Zwecke gemächlicher Verdauung encystiere, darauf zurückführen zu müssen, daß auch er die Tiere oft an Epistylis oder anderen Vorticelliden festsitzend gefunden haben mag. Da er bei dem nahe verwandten Amphileptus, dessen Lebensweise der des Trachelius sehr zu ähneln scheint, Encystierung (auf Zoothamnium) zum Zwecke der Verdauung beobachtet hatte, so ist der Irrtum, um den es sich hier wohl sicherlich handelt, leicht erklärlich. Cohn von welchem er (88) S. 359 angiebt, daß derselbe Verdauungscysten von Trachelius beschrieben habe, spricht nur von Cysten zum Schutz gegen äußere, schädliche Einflüße, namentlich Austrocknen (53 p. 277).

der Orientiernng unter dem Deckglase, so daß die Verhältnisse des stark ansgedehnten Schlundes, welche besonders interessant sein müssen, nicht studiert werden konnten.

Ich glanbe nicht, daß Fabre Recht hat, wenn er annimmt, die Nahrungsaufnahme sei deshalb schwer zu verfolgen, weil die Tiere erst im Detritus herumwühlen müssen, bevor sie die darin enthaltene Nahrung aufnehmen, wie man es bei vielen anderen Ciliaten thatsächlich beobachten kann. Der Grnnd scheint vielmehr zu sein, daß die relativ großen Nahrungsobjekte auf einmal und so schnell verschlnckt werden, daß der Vorgang auch geübten Beobachtern leicht entgeht.

In der oben angegebenen Weise wurden die Tiere von Mitte September bis Ende November kultiviert. Die im November gefangenen waren merklich kleiner als die früheren und zeigten auch schon Degenerationserscheinungen. Mit einigen Epistyliskolonien in kleine Uhrschälchen übertragen, hielten sich die im September und Oktober gesammelten Tiere recht gut und vermehrten sich auch lebhaft, so daß ihre Teilung mehrmals von Anfang bis zu Ende unter dem Mikroskope verfolgt werden konnte.

Bau des Tieres.

Die äußere Körperform wurde von den früheren Beobachtern fälschlich als eine einfach eiförmige beschrieben, weshalb Foulke, die als erste die wahre Gestalt des Tieres erkannte, meinte, eine neue Art gefunden zu haben, der sie den Namen Trachelius Leydii beilegte (84); nach Vergleich mit unzweifelhaften Exemplaren von Trachelius ovum erkannte sie jedoch später selbst die Identität mit diesem (85). Ihre Beschreibnng der äußeren Gestalt wurde von Fabre bestätigt und auch meine Untersuchnngen führten zn demselben Resultat.

Die Form ist nach der treffenden Schilderung von Fabre-Domergue die einer auf einer Seite abgeplatteten Birne, deren Stiel von dem Rüssel dargestellt wird, welcher stets nach der dem Munde abgewendeten Körperseite gebogen ist. Die abgeplattete Seite wird von einer Furche durchzogen, welche sich in der Mitte plötzlich zu der schon oben erwähnten „mittleren Grube“ der früheren Autoren vertieft.

Nicht für berechtigt halte ich die Art der Orientierung des Körpers, welche Fabre vorschlägt. Er bezeichnet die abgeplattete,

von der Furche durchzogene Seite als Ventralseite und führt die beiden folgenden Argumente für seine Behauptung an:

1. Scheine die Öffnung des Mundes mehr nach dieser Seite zu neigen; doch sei es schwer zu entscheiden, ob sie der von ihm als ventral oder als lateral bezeichneten Seite des Tieres angehöre.

2. Bewege sich das Tier stets auf dieser ventralen Seite auf seiner Unterlage.

Was den ersten Punkt betrifft, so konnte ich an zahlreichen Exemplaren feststellen, daß, wenn die Furche nach oben gerichtet ist, der Mund stets im Profil liegt, daß er sich also bestimmt an der von Fabre als lateral bezeichneten Seite befindet; ich halte es daher für richtig diese den Mund tragende Seite, schon nach Analogie mit nahe verwandten Formen, wie z. B. Dileptus anser, auch hier als die ventrale zu bezeichnen. Die gefurchte Seite mit der mittleren Grube ist dann die rechte.

Daß das Tier sich zuweilen an den Wänden der Kulturschalen oder in meinen Kulturen zwischen den Epistylisstöcken auf der gefurchten rechten Seite wie kriechend hin und her bewegt, habe auch ich beobachtet, es geschieht dies um einen zur Nahrungsaufnahme oder zum Ausruhen geeigneten Ort zu finden, und hängt wohl mit dem an dieser Seite befindlichen Saugnapf zusammen, mit welchem sich das Tier an geeigneter Stelle festheftet.

Die typische Vorwärtsbewegung ist jedoch das Schwimmen, wobei das Tier um seine Längsachse rotiert.

Was Fabre als Defäkation beschreibt und abbildet, möchte ich für eine pathologische Erscheinung halten. Auch ich habe wiederholt den Austritt der unverdauten Nahrungsreste beobachtet. Der Anus bildet sich in der Nähe des hinteren Körperendes, verschwindet aber sofort nachdem die Nahrungsreste ihn passiert haben, ohne daß irgend welche Deformation des Tieres zu bemerken ist.

Was Fabre beschreibt, halte ich für eine Zerfließungserscheinung, die man bei Trachelius oft beobachten kann.

Wie schon erwähnt, läßt sich das lebende Tier nur schwer durch Druck des Deckglases festlegen, was damit zusammenhängt, daß es unter dem Drucke sich zunächst der Nahrungsballen entledigt und dann einen Teil seines Endoplasmas austreten läßt, wodurch es unter Volumverminderung wieder beweglich wird.

Dem Tiere schadet diese Selbstverstümmelung nichts; es schließt die Wunde schnell und schwimmt weiter.

Schon frühere Beobachter wurden auf diese Erscheinung aufmerksam und deuteten sie in verschiedener Weise. Ehrenberg (38)

meinte, daß die Geschlechtsprodukte auf diese Weise nach außen befördert werden. Er bildet auf Tafel XXXIII Abb. XIII_3 ein Tier ab, welches an der Seite des Körpers einen Teil seines Plasmas austreten läßt, und fügt als Erklärung hinzu: „Im Eierlegen durch Zerfließen begriffen, wonach es wieder munter weiterschwamm."

Gegenbaur (57) beobachtete, daß in einen engen Raum gebrachte Tiere sich plötzlich bis auf die Hälfte ihres Volumens reduzieren können und eine faltige Oberfläche erlangen; anstatt aber zu Grunde zu gehen, nehmen sie nach einiger Zeit ihr früheres Aussehen wieder an und schwimmen munter umher. Er nahm an, daß Abgabe und Wiederaufnahme von Wasser die Erscheinnng hervorruft.

Noch eine zweite Art der Selbstverstümmelung ist bei Trachelius häufig zu beobachten. Er wirft unter ungünstigen Lebensbedingungen gern seinen Rüssel ab, so daß man, besonders unter dem Deckglase, oft aber auch in kleinen Uhrschälchen, Tiere mit nur ganz kurzem Rüsselstumpf antrifft.

Zacharias (93) scheint bei Dileptus tracheloides ähnliche Verhältnisse beobachtet zu haben. Das Tier enthält zahlreiche Zoochlorellen und nimmt nur wenig Nahrung von außen auf. Zacharias bringt die Erscheinung, daß der Rüssel oft zu einem aufwärts gebogenen Fortsatz reduziert ist, damit in Zusammenhang und hält es für einen Beweis dafür, daß auch am Protozoenleibe rudimentäre Organe im Sinne Darwins vorkommen.

Ich vermute, daß es sich auch hier nur um eine gelegentliche Selbstverstümmelung handelt, da Zacharias neben den Individuen mit kurzem auch solche mit langem Rüssel fand. (Nur nebenbei sei erwähnt, daß Wesenberg-Lund (1900) den Dileptus tracheloides Zach. nur für eine Temporalvarietät des Trachelius ovum hält.)

Innerer Bau.

Die Oberfläche des Tieres ist von einer Pellicula überzogen, an der eine besondere Struktur nicht zu bemerken war. Von ihr entspringen die Cilien; über die Art der Insertion derselben konnte ich nicht ganz ins Klare kommen. Nach Färbung mit Anilinfarben und Vitalfärbung mit Methylenblau konnte ich an ihrer Basis eine knopfartige Verdickung wahrnehmen. Sie stehen außerordentlich dicht und sind in Längsreihen angeordnet, die 2 μ von einander entfernt sind und parallel zur Längsachse des Tieres verlaufen. Nur im Umkreis des Mundes und im Bereich des Rüssels ändert sich der Verlauf der Cilienreihen; hier ziehen sie nach vorn gegen die

Rüsselseite konvergierend, wie dies auch bei Dileptus und anderen verwandten Formen der Fall ist.

Nach innen zu schließt sich an die Pellicula der 2 μ dicke Alveolarsaum an, der, wie dies BÜTSCHLI schon 1876 darstellte, im optischen Durchschnitt ein streifiges Aussehen hat. Wodurch diese streifige Struktur hervorgerufen wird, ist nicht ganz leicht festzustellen. Durch Zerfließenlassen der Tiere gelang es mir wiederholt zarte, stäbchenartige Gebilde zu isolieren, ebenso bei einem mit Hämatoxylin gefärbten und in Kanadabalsam zerklopften Exemplare; ich bin geneigt, dieselben für stäbchenförmige Einlagerungen in den Wabenwänden des Alveolarsaumes zu halten; nur ist Vorsicht in der Deutung dieses Befundes darum am Platz, weil die Tiere zuweilen von stäbchenförmigen Bakterien erfüllt sind (siehe Figg. 2 und 5) und man an den zertrümmerten Tieren immerhin durch derartige Gebilde getäuscht werden kann. Auch Flächenbilder geben keine ganz eindeutigen Resultate. Bei hoher Einstellung sieht man die Querschnitte der Wabenwände mit den in regelmäßigen Längsreihen angeordneten Ursprungsstellen der Cilien (Fig. 23a). Bei tieferer Einstellung ändert sich das Bild; es treten an den Knotenpunkten der Waben körnchenartige Verdickungen auf (Fig. 23b) welche vielleicht als Querschnitte durch die oben beschriebenen Stäbchen aufzufassen sind, falls sie nicht kleinen Körnchen entsprechen, welche den Wabenwänden eingelagert sind. Für die letztere Auffassung sprechen die Bilder, welche man an mit Osmiumsäure getöteten und dann mit Sodalösung behandelten Tieren erhält, bei denen die Streifen der Alveolarschicht in der Mitte verdickt erscheinen (Fig. 18). Ein wieder etwas anderes Bild zeigt die in Fig. 3 dargestellte Alveolarschicht, die aus zwei übereinander liegenden Wabenreihen zu bestehen scheint, doch waren gerade in diesem Falle die Bilder nicht klar genug, um ein sicheres Urteil zu ermöglichen.

Die Anordnung des Endoplasmas vergleicht FABRE-DOMERGUE treffend mit dem von Noctiluca miliaris. Dasselbe ist bei allen Tieren nach ein und demselben Prinzip angeordnet, zeigt jedoch bei verschiedenen Individuen — entsprechend der verschiedenartigen Gestalt des Makronukleus, um den die Hauptmasse desselben gruppiert ist, — recht mannigfache Variationen.

Stets gehen von dieser, von FABRE als „masse ventrale“ bezeichneten Hauptmasse des Plasmas, welches nach obigen Auseinandersetzungen über die Orientierung des Körpers wohl besser als perinukleäre oder als centrale Plasmamasse zu bezeichnen wäre, eine

große Anzahl von Strängen radial zur Oberfläche des Tieres. Diese Stränge durchziehen die große farblose Flüssigkeitshöhle des Körpers (Centralvaknole, Zellsafthöhle). Dagegen finden sich peripher unter der Oberfläche des Körpers seitlich anch völlig abgeschlossene Vaknolen, welche nicht durch Stränge von Endoplasma sondern dnrch Plasmalamellen von einander geschieden sind.

Die Stränge selbst bestehen aus wabigem Plasma, welches sich am lebenden Tiere stets in strömender Bewegung befindet. Sie bleiben nicht in ihrem ganzen Verlaufe einfach, sondern gabeln sich ein bis mehrere Male dichotomisch, verbreitern sich schließlich und gehen so ganz allmählich in das die Alveolarschicht plattenartig unterlagernde Cortikalplasma über, welches nur durch die ihm eingelagerten, kontraktilen Vakuolen von dem Endoplasma nnterschieden ist; es hat ebenso wie dieses einen deutlich wabigen Bau, der sowohl am lebenden wie am konservierten Tiere dentlich zu sehen ist; und es finden sich in dem einen wie in dem anderen zahlreiche körnige Einschlüsse.

Drei verschiedene Arten von Körnchen konnte ich mit Sicherheit nnterscheiden; sie sind sowohl durch ihre Größe, als anch durch ihr Verhalten gegen Reagentien und Farbstoffe charakterisiert.

Fig. 12 zeigt eine Partie Endoplasma mit den darin enthaltenen Körnchen (Fix. Sublimat-Essigsäure, Färb. Hämatoxylin).

Es enthält:

1. Mit Hämatoxylin blau-schwarz färbbare Körnchen, welche den Ecken der zusammenstoßenden Wabenkanten eingelagert sind.

2. Eine Art von Körnchen, welche 1—2 μ Durchmesser haben, sich gleichfalls mit Hämatoxylin stark färben und ebenfalls in den Knotenpunkten des Plasmas zerstreut liegen.

3. 2—4 μ im Dnrchmesser messende Granula, welche nach Behandlung mit Hämatoxylin gelblich grau erscheinen und sich mit Osminmsäure bräunen. Mit Eosin färben sie sich und zeigen dann einen deutlich wabigen Bau mit verdickten Knotenpunkten der Waben (Fig. 17). Bei Behandlung mit Jodjodkalium und 50prozentiger Schwefelsänre färben sie sich lebhaft braun, bei Zusatz von 89 proz. Schwefelsäure violett-braun. In Alkohol und Äther sind sie unlöslich. Sehr interessante Verhältnisse zeigte ein mit Osmiumsäure getötetes, in toto mit Alaunkarmin gefärbtes und nach Zerlegung in Schnitte, auf dem Objektträger mit Dahlia nachgefärbtes Tier. Hier lagen dieselben, nun mit Dahlia sehr intensiv gefärbten Körnchen, znm weitaus größten Teile im Cortikalplasma direkt unter dem

Alveolorsaum, so daß dasselbe ganz dicht von ihnen erfüllt war (Fig. 19). Zudem zeigten sie besonders deutlich an Schnitten, welche das Cortikalplasma von der Fläche trafen, verschiedenartige Formen: von länglich eirund bis zu bisquit- und hantelförmig eingeschnürt, was lebhaft an Teilungszustände erinnert (Fig. 13).

Eine Deutnng der beobachteten Granula ist nach den mitgeteilten, immerhin recht spärlichen Untersuchungen, die leider erst begonnen wurden, als das Material schon zur Neige ging, vorerst nicht möglich. Ich will mich daher damit begnügen, die von mir gefundenen Körnchen mit den in einigen neueren Arbeiten über diesen Gegenstand beschriebenen Zellgranulationen bei Protozoen zu vergleichen und, wenn möglich, zu identifizieren.

Im Jahre 1900 hat Prowazek in seinen Protozoenstudien II (00) 6 Arten von Granulationen beschrieben; da er jedoch, weder eine chemische Reaktion derselben, noch ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber beschreibt, nnd auch über ihre absolute Größe nichts bemerkt, so ist es schwierig zwischen den von ihm und mir gefundenen Körnchen einen Vergleich zu ziehen. Doch glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich die kleinsten von mir beobachteten Granula, nach dem Orte ihres Vorkommens, für die Mikrogrannla Prowazek's halte, während die 2—4 μ großen Körnchen vielleicht den Hyalogranula entsprechen, nnter denen auch Prowazek zuweilen solche von länglicher bisqnitförmiger Gestalt fand.

Für die Körner von mittlerer Größe finde ich kein bestimmt als solches zu präzisierendes Analogon.

Interessant sind die Beobachtungen, welche Tönniges (98) an Opalina ranarum gemacht hat. Er fand bei derselben Körnchen, welche wohl sicher mit den von mir beobachteten 2—4 μ großen übereinstimmen.

Sie sind in Alkohol und Äther unlöslich, färben sich mit Osmiumsäure braun nnd sind auch in Anilinfarben stark tingierbar. Die feinwabige Struktur der Körnchen, sowie deren an Teilungszustände erinnernde Gestalten konnte Tönniges gleichfalls nachweisen, so daß es wohl keinem Zweifel unterliegt, daß es sich hier um die gleichen Bildungen wie bei Trachelius handelt.

Ganz ähnliche Beobachtungen teilte Bütschli schon 1892 (pag. 61 und 129) mit. Er fand im Plasma verschiedener Infusorien Granula von kugliger, zuweilen auch ovaler und bisquitförmiger Gestalt, die sich durch ihre starke Tingierbarkeit mit Eosin und Gentianaviolett auszeichnen, während sie sich mit Hämatoxylin nur schwach färben. Zu Zeiten waren diese Körnchen nach den Untersuchnngen Büt-

schli's und seines Schülers Dr. Säftigen in lebhafter Vermehrung durch Teilung begriffen und Bütschli hält es für sehr wahrscheinlich, daß es sich hier nm bakterienartige symbiotische Gebilde handle (Bakteroidien).

Auch Tönniges ist geneigt die von ihm beobachteten Granula für parasitäre Organismen zu halten, wenn dieselben nicht — was er bei Opalina gleichfalls für möglich hält — Teilstücke des aufgelösten Makronukleus seien. Letztere Dentung ist jedoch durch ihr Vorkommen bei Trachelius mit völlig intaktem Makronukleus widerlegt, während die Richtigkeit der ersteren noch weiterer Prüfung ev. durch Isolierung der Granula bedarf.

Kölsch (02), der gleichfalls bei Paramaecium und Spirostomum ambiguum derartige stark eosinophile Granula, von den oben geschilderten Gestalten fand, wagt nichts über die Dentung derselben zu äußern.

Als Einlagerungen des Cortikalplasmas wurden schon oben die *kontraktilen Vakuolen* (Fig. 8cv.) erwähnt. Sie liegen als kleine, von der Fläche kreisrund erscheinende Bläschen in demselben verteilt und sind in großer Zahl vorhanden.

Zuerst wurden sie von Cohn als solche erkannt, während sie Ehrenberg wie wir gesehen haben, für blasenartige Erweiterungen am Ende der Darmäste hielt. Ich glaube nicht, daß Cohn recht hat, wenn er der Bemerkung Ehrenberg's, daß auch die feinsten Zweige des baumartigen Darmkanals der unerwartetsten Erweiterung fähig seien, entnimmt, daß auch dieser schon ihre Kontraktion beobachtet habe; vielmehr geht aus Ehrenberg's Abbildungen Tafel XXXIII Fig. 13, 2 und 3 und der Figurenerklärung deutlich hervor, daß er die mit Nahrung erfüllten Nahrungsvakuolen als durch starke Ausdehnung aus den oben erwähnten kleinen Magenbläschen hervorgegangen betrachtet.

Die späteren Beobachter schildern die kontraktilen Vakuolen in ziemlich übereinstimmender Weise als kleine, runde Bläschen, welche in großer Zahl unter der Oberfläche zerstreut liegen. Ihre Anordnung ist keine regelmäßige und ihre Zahl wechselt bei verschiedenen Individuen.

Die Zahl der Öffnungen scheint bei verschiedenen und auch bei ein und demselben Individuum zu variieren.

Bütschli (76) beobachtete deren drei, welche in einer Reihe angeordnet sind.

Fabre-Domergue konstatierte dasselbe, sah jedoch zuweilen auch mehrere anders angeordnete Öffnungen und häufig nur eine

centrale. Das letztere kann ich bestätigen, während ich solche mit mehreren Öffnungen nie zu sehen bekam.

Sehr schön kann man die Gestalt der Vakuole, sowie den den Alveolarsaum durchsetzenden Ausführgang an Schnitten beobachten. Fig. 3 stellt einen medianen Längsschnitt durch eine Vakuole dar; Fig. 4 zeigt eine prall gefüllte Vaknole von länglich eiförmiger Gestalt, die Waben des Cortikalplasmas (cp.), welchem die kontraktilen Vakuolen eingelagert sind, ordnen sich radial um sie an.

Von dem von Fabre-Domergue (90[1] u. 91) beschriebenen kontraktilen System, welches neben den kontraktilen Vakuolen existieren und dieselben untereinander verbinden soll, konnte ich nichts auffinden. Es soll aus mehreren Systemen kontraktiler Kanäle bestehen, welche sich häufig gabeln und mit einander anastomosieren, zeitweilig erscheinen, um dann wieder zu verschwinden.

Die Centralmasse des Plasmas umschließt — wie schon mehrfach erwähnt — den Makronukleus, dem die Mikronuklei mehr oder weniger dicht angelagert sind.

Die Form des Makronukleus wurde verschieden beschrieben: teils als bandförmig, teils als aus zwei kugelartigen Teilen bestehend. Fabre fand beide Formen und auch Übergangsstadien und schließt daraus, daß es sich um verschiedene Entwicklungszustände handele. Ich möchte annehmen, daß die kugeligen Kerne, den in Konjugation befindlichen oder eben aus derselben hervorgegangenen Tieren zukommen, da ich sie unter den sehr zahlreichen von mir untersuchten Individuen nur bei solchen fand, und dies auch mit den Abbildungen von Balbiani (61 und 88) übereinstimmt. Lieberkühn (bei Bütschli 89 Taf. 59, Abb. 3a) bildet einen derartigen Kern ferner noch bei einem die Cyste eben verlassenden Individuum ab. Leider ist es mir nicht gelungen encystierte Tiere zu finden, so daß ich darüber nichts mitteilen kann. Fabre giebt eine ausführliche Schilderung der Cysten, ohne jedoch die Kernverhältnisse zu erwähnen.

Bei normalen, freilebenden Tieren fand ich stets einen bandförmigen, bald etwas geschlängelten, bald auch an den Enden umgebogenen Makronukleus. Sein Inneres ist meist von vielen kleinen Körnchen, oft auch von mehreren größeren, unregelmäßigen Gebilden erfüllt, welche seiner äußerst engwabigen Grundsubstanz eingelagert sind.

Durch eine dunkle gelbliche Färbung unterscheidet er sich von dem ihn umgebenden Plasma deutlich und ist schon am lebenden Tier leicht sichtbar. Die Membran des Makronukleus tritt am besten

nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure hervor, wobei der Kern etwas schrumpft, so daß sie sich von ihm loslöst.

Bei der Teilung gewinnt der Makronukleus in der Mitte eine längsstreifige Strnktnr (Fig. 20).

Die Zahl der Mikronuklei wurde von Balbiani (61) anf eins bis zuweilen mehrere angegeben, die indes nicht bei allen Individuen sichtbar seien. Bütschli (76 p. 73) fand deren nenn. Ich konnte die Zahl der Mikronuklei bei einem mit Jodgrün-Essigsäure behandelten Exemplar auf 13 feststellen (Fig. 21); bei einem anderen fand ich nnr 5, doch liegt dies wohl mit daran, daß sie in der That nicht immer leicht nachweisbar sind, da sie, wie Fig. 7 zeigt, oft direkt in den Makronukleus eingesenkt sind. Teilungszustände der Mikronuklei konnte ich auch bei in Teilung befindlichen Tieren nicht finden. Die Membran des Mikronukleus ist relativ dick, mit Dahlia und mit Hämatoxylin (Chroms. Kali) stark färbbar; sein Inneres ist von wabigem Bau, in den Wabenwänden sind stark tingierbare Körnchen eingelagert (Fig. 16).

Vitalfärbungen mit Methylenblan (0,0001 proz. Lösung) und mit Nentralrot (in schwach rosa Lösung) ergaben folgende Resultate:

Mit Methylenblau zeigte sich nach 24stündiger Einwirkung noch keine Färbung des Kerns nnd des Plasmas, während die von den Plasmasträngen durchkreuzten, von Flüssigkeit erfüllten Körpervakuolen und kleine Körnchen an der Basis der Cilien stark gefärbt waren. Von Interesse erscheint mir, daß bei einem in dieser Weise behandelten Tiere sich der Kern, im Moment des Zerfließens unter dem Deckglase, plötzlich intensiv blau färbte. Es ist dies meiner Meinung nach ein schlagender Beweis dafür, daß der Kern den Farbstoff erst im Moment des Absterbens aufnimmt.

Anch mit Neutralrot ließ sich eine Vitalfärbung des Kernes nie erzielen, obgleich ich einmal einer Uhrschälchenknltur, die eine größere Anzahl Tiere enthielt, Neutralrot zusetzte und sie mehrere Tage beobachtete. Die Tiere hielten sich sehr gut, teilten sich lebhaft, zeigten aber nie eine Färbnng des Kernes; es färbten sich auch hier stets nnr die großen, von Flüssigkeit erfüllten Körpervakuolen. Die Plasmastränge selbst nnd die Alveolarschicht blieben nngefärbt. Ob sich die Verhältnisse beim Absterben ändern, habe ich leider nicht beobachtet, es wäre dies von Interesse, weil Prowazek (98—99) es ebenso wie für andere Infusorien, so auch bei Trachelius für wahrscheinlich hält, daß der Kern sich in einem Stadium färbe, welches keineswegs als prämortal anzusehen sei. In Bezug auf das

Verhalten des Plasmas stimmen seine Angaben mit den meinigen überein.

Nachdem ich die äußere Gestalt, sowie den Protoplasmakörper des Tieres mit seinen Einschlüssen geschildert habe, wäre der beiden Organe zu gedenken, welche bisher das Hauptinteresse der Forscher erweckten.

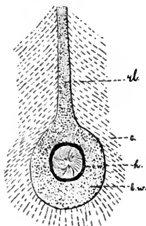
Zuerst seien der sehr interessant und kompliziert gebaute Mund und Schlund etwas näher betrachtet. Am zweckmäßigsten geschieht dies zunächst an einem Längsschnitt durch diese Organe. Wir bemerken hier (Fig. 1) daß sich der Alveolarsaum (al) nur bis zum Rande des Mundes erstreckt und hier bedeutend dicker wird als an der übrigen Körperoberfläche, so daß diese verdickte Partie des Saumes den Mund wie eine ringförmige Lippe umgiebt (lw). Den Mund selbst stellt eigentlich nur das von dem Alveolarsaume und Cilien nicht bedeckte, ins Innere führende Schlundplasma (spl) dar. Auch der den Mund umgebende, von dem verdickten Alveolarsaum gebildete Lippenwulst ist frei von Cilien. Nach innen zu schließt sich an den Mund der Schlund an, der sich erst etwas erweitert, um sich dann allmählich trichterartig zu verengen. Der äußere Teil desselben ist von einer mantelartigen Hülle (h) umgeben, welche sich mit Hämatoxylin, Dahlia etc. stark färbt. Dieser Mantel erstreckt sich bis ungefähr zur Mitte des Schlundes; nach innen zu nimmt er an Dicke ab. In seiner ganzen Ausdehnung gehen von diesem Mantel im Innern des Pharynx konvergierend verlaufende, unter sich aber parallelfaserige Wabenzüge des Plasmas aus. An Totalpräparaten hat man auch hier den Eindruck, daß diese Faserzüge den feinen Stäbchengebilden eines Reusenschlundes entsprächen, wie er bei verwandten Formen (Dileptus etc.) vorkommt. Auf den Schnitten treten jedoch deutliche Querverbindungen zwischen den Fasern hervor, wie sie auf Fig. 1 dargestellt sind. — Da es mir nun beim Zerdrücken und Zerfließen der Tiere nicht gelang, Stäbchengebilde zu isolieren, so scheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Faserung des Schlundplasmas von Trachelius thatsächlich nur eine Protoplasmafaserung ist, wenngleich die engen Beziehungen zu Formen mit Stäbchenschlund die Vermutung nahe legen, daß in den Protoplasmafasern noch feinste Stäbchengebilde eingeschlossen sein könnten. Andererseits wäre es jedoch auch möglich, daß die oben erwähnte Schlundhülle (h) das Homologon der Stäbchengebilde verwandter Formen darstellte, die hier zu einer zusammenhängenden Hülle vereinigt wären.

Der Schlund ist in seinem ganzen Verlaufe von schaumig-

wabigem Endoplasma umgeben und geht an seinem inneren Ende allmählich in dasselbe über, das ihn mit mehreren Strängen an der den Kern umgebenden Plasmamasse befestigt (Fig. 9). Das schon oben erwähnte Schlundplasma, welches sich bis tief ins Innere des Schlundes erstreckt, ragt beim konservierten Tiere oft pfropfartig über die Oberfläche hervor (Fig. 1 spl.).

Von der Fläche betrachtet, ist das Bild des Mundes nicht ganz leicht zu verstehen. Die sog. Mundöffnung d. h. die vom Lippenwulst (l) umgrenzte Stelle, ist am konservierten Tiere, wahrscheinlich durch das sich vordrängende Schlundplasma, meist ziemlich weit offen und läßt die konvergierende Faserung des Schlundplasmas bei tiefer Einstellung sehen (Textfig. I).

Am lebenden Tier (Fig. 9) fallen vor allem die um die Mundöffnung strahlig angeordneten Stränge des Endoplasmas auf, an denen der Mund wie aufgehängt erscheint. Das Endoplasma umgiebt den Schlund unter dem Lippenwulst ringförmig und läuft peripher in dünne Stränge aus, mit denen es an das umgebende Cortikalplasma befestigt ist; diese strahligen Plasmastränge scheinen in engster Beziehung zum Öffnen und Schließen des Mundes zu stehen, indem ihre Kontraktion die Erweiterung des Mundes bewirken dürfte.



Textfigur I.
Mundregion und Rüsselleiste (rl).
c Cilienreihen.
h Mantel des Pharynx.
lw Lippenwulst.

Am abgetöteten Tiere ist von diesem Dilatator des Mundes meist nichts zu sehen; entweder reißen die feinen Stränge oder sie verschmelzen mit dem umgebenden Plasma. Dagegen wird am konservierten Material eine die Mundöffnung umgebende, granulierte Zone deutlich sichtbar, die sich bandförmig längs der ventralen Rüsselkante fortsetzt und sich bis zu deren Ende erstreckt (s. Textfig. I lw u. rl). Ich halte dieselbe für das Flächenbild der verdickten, von Cilien freien Alveolarschicht, welche ich als Lippenwulst (lw) bezeichnet habe, und deren dicht zusammenstehende Wabenwände und die vielleicht zwischen ihnen eingelagerten Stäbchengebilde ein derartiges Flächenbild ergeben. Auch die zum Rüssel aufsteigende granulierte Leiste (Text-

fig. rl) entspricht einer derartig verdickten, von Cilien freien Leiste des Alveolarsaums. Sie ist ferner der von Schewiakoff (89) bei Dileptus beschriebenen Trichocystenleiste der ventralen Rüsselkante homolog.

Bei tiefer Einstellnng sieht man den, das Schlnndplasma umgebenden Mantel im Querschnitt als einen kompakten Ring (h).

Die Fig. 1 und 9 und Textfig. I machen diese Verhältnisse, wie ich glaube, anschanlich nnd Textfig. I zeigt noch in welcher Weise die Cilienreihen im Umkreise des Mundes nnd längs der znm Rüssel aufsteigenden Leiste angeordnet sind.

Fabre-Domergue giebt gleichfalls eine ausführliche Schilderung des Mundes nnd Schlundes, die in wesentlichen Punkten mit der meinigen nicht übereinstimmt. Die Faserung des Schlundplasmas beschreibt Fabre als Fäden, welche, wie er richtig beobachtete, von der Peripherie des Schlundes ausgehen; den Mantel, an dem sie inseriert sind, beschreibt er nicht.

Hinsichtlich der Deutung der granulierten Zone im Umkreis des Mundes kann ich ihm nicht beistimmen. Dieselbe soll dem von ihm als „sphincter buccal“ bezeichneten Teile des Schlundes, d. h. dem obersten, aus der Körperoberfläche hervorragenden Teil der Fäden entsprechen, welche den Schlnnd znsammensetzen ohne jedoch ein Ausdruck der Querschnitte dieser Fäden zu sein.

Ich mnß offen gestehen, daß ich nicht ganz begreife, welcher Art die Beziehungen zwischen dem „sphincter buccal“ und der „zone granulense“ sein sollen; in jedem Falle aber ließe sich die granulierte Zone, welche sich auf den Rüssel erstreckt und die der den Mund umziehenden vollkommen gleicht, so nicht erklären. Fabre sieht diese Schwierigkeit wohl ein, ohne sie jedoch zu beseitigen. Das von mir als Dilatator bezeichnete Plasma im Umkreis des Mundes bildet Fabre auf Fig. 3, 7 etc. deutlich ab, legt ihm jedoch keine weitere Bedeutung bei.

Eine Bestätigung seiner Beobachtungen sieht Fabre in der Deutung, die Balbiani (61 p. 216) diesen Verhältnissen giebt; während mir dieselbe eher geeignet scheint das von mir Beobachtete zu stützen; wenn sie demselben auch nicht ganz entspricht.

Balbiani beschreibt die Umgebung des von ihm ursprünglich als Geschlechtsöffnung gedenteten Organs mit folgenden Worten: „Cette ouverture est entonrée d'une sorte d'anneau aplati formé par une substance finement granuleuse assez compacte et refringente. De nombreux prolongements ramifiés partent dn bord externe de cet annean et vont se perdre dans la substance, comparable an

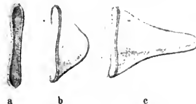
parenchyme des autres Infusoires, qui forme le revêtement interieur de la parois du corps" und giebt zur Veranschaulichung die Fig. 20, welche meiner Figur 9 zu entsprechen scheint.

Auch die von Fabre citierten Zeilen Balbiani's (61 p. 217): „Pendant sa dilatation on remarque que la substance qui forme la masse du sphincter (d. h. das strahlig-strangförmige Endoplasma um den Schlund) se retire graduellement vers le parenchyme environnant avec laquel elle se confond même presque complètement lors que l'ouverture a atteint toute la largeur dont elle est susceptible" entsprechen dem von mir Angenommenen und erklären zugleich, daß der sog. Sphinkter Balbiani's oder besser der Dilatator beim konservierten Tiere, dessen Mundstelle meist erweitert ist, nicht sichtbar ist nnd an seiner Stelle der granulierte Ring, nämlich der Lippenwulst, deutlich hervortritt.

Balbiani vermischt aber dann — und darin liegt meiner Auffassung nach der Fehler seiner Beschreibung — diesen sog. Sphinkter mit dem, was ich Lippenwulst genannt habe; denn er läßt von seinem Rande die Cilien ihren Ursprung nehmen; dieses wäre der einzige Punkt, der Fabre veranlassen könnte seine Ansicht und die Balbiani's zu identifizieren. Dagegen könnte der von Fabre abgebildete und beschriebene Sphinkter nie ein der Abb. 20 von Balbiani und meiner Figur 9 entsprechendes Bild geben.

Das zweite, von Fabre als „fosse ventrale bezeichnete Organ ist sowohl bezüglich seines Baues, als auch in Hinsicht auf seine Funktion von großem Interesse. Er stellt eine von der Mitte der seitlichen Körperfurche ausgehende, von dieser senkrecht ins Innere des Tieres führende Grube dar, welche, ebenso wie die übrige Körperoberfläche mit Cilien besetzt ist.

Beim freischwimmenden Tiere ist sie leicht zu übersehen, während sie bei dem durch einen leichten Druck des Deckglases schwach



Textfig. II. Saugnapf a von oben, b schräg von oben, c im Profil.

komprimierten Tiere, das langsam um seine Längsachse zu rotieren pflegt, sehr schön zu studieren ist. (Textfigur IIa zeigt die Grube

von oben betrachtet, bei Profilstellung des Mundes; Textfigur IIc eine Profilansicht derselben, wie sie auch Fig. 11 in situ darstellt, der Mund ist in diesem Falle von der Fläche sichtbar. In Textfigur IIb sieht man die Grube schräg von oben, in halber Profilansicht.)

Von besonderem Interesse ist die Anordnung und die feinere Struktur des Protoplasmas im Umkreise der Grube. Da dieselbe mit ihrer Funktion aufs innigste zusammenhängt, sei das in der Einleitung hierüber Bemerkte kurz rekapituliert.

Die Grube funktioniert als Saugnapf und dient dazu, die Tiere an ihrer Unterlage festzuheften. Dies geschieht vorzugsweise zum Zwecke der Nahrungsaufnahme und der ungestörten Verdauung; so pflegten sich in meinen Kulturen die Tiere an den Epistylisstielen seitlich festzusaugen, um dort ihre Beute zu verschlingen.

Kehren wir nun zum Bau des Organs zurück, so sehen wir auf Fig. 6 und 11, daß die den Kern umschließende, centrale Endoplasmamasse auch den Saugnapf umfaßt und die schon früher beschriebenen dünnen Plasmastränge in radialer Richtung zur Oberfläche des Körpers entsendet. Die feinere Struktur des Plasmas im Bereich des Saugnapfes ist auf einem genauen Querschnitt durch das Tier, welcher den Saugnapf getroffen hat, dargestellt (Fig. 6). Das sonst unregelmäßig wabig strukturierte Protoplasma zeigt hier deutlich strahlige Struktur, die durch radiäre Anordnung der Wabenzüge hervorgerufen wird. Der Verlauf der Strahlen entspricht der Richtung, in der die Einziehung des Saugnapfes stattfinden muß.

Beim Festsetzen preßt das Tier die Ränder der Grube fest an die Unterlage; durch Kontraktion des die Grube umgebenden, strahlig angeordneten Plasmas, sowie der von diesem ausgehenden Plasmastränge wird das Lumen der Grube vergrößert und damit das Tier durch den Druck des umgebenden Wassers angepreßt; nach dem gleichen Prinzip wie bei den Saugnäpfen höherer Tiere.

Ist der Saugnapf außer Funktion, so ist er relativ flach und auch an konservierten Tieren zuweilen als nicht sehr tiefe Einsenkung des Körpers leicht zu übersehen, obwohl er bei den von mir untersuchten Exemplaren bei genauerem Studium und sorgfältigem Drehen des Tieres stets sichtbar gemacht werden konnte. An besonders günstigen Exemplaren dagegen senkt er sich bis gegen die Körperachse in das Tier ein. Immerhin erklärt diese wechselnde Größe des Saugnapfes, daß ihm von einem Teil der früheren Beobachter als einem nicht konstanten Organe absolut keine Bedeutung beigelegt wurde.

Daß manche Forscher ihn für ein der Wasseraufnahme dienendes Organ und GEGENBAUR (57) u. BALBIANI (61, 88) ihn für den Mnnd hielten, wurde schon in der historischen Einleitung erwähnt. FABRE hat diese letztere Ansicht endgültig widerlegt, ohne jedoch eine andere Dentung an ihre Stelle zu setzen oder sonst wesentliches zur Kenntnis dieses Organs beizutragen. Er fand es an konserviertem Material stets in ganz abgeflachtem Zustande und beschreibt eine an seiner Stelle auftretende Struktur, welche durch starkes Anfqnellen des Tieres bei der Konservierung und die damit verbundene, an dieser Stelle des Körpers besonders starke Dehnung der Körperoberfläche hervorgerufen wurde. Da diese Verhältnisse sich beim normal konservierten und auch beim lebenden Tiere nicht finden, ist ihnen wohl kaum eine größere Bedeutung beizulegen; ich will daher auch nicht näher darauf eingehen.

Damit wäre ich am Schlusse meiner Untersuchungen über die Organisation des Trachelius angelangt und will nun vorerst die in manchen Punkten recht merkwürdigen Verhältnisse der Teilung näher schildern.

Teilung.

Die Teilung des Trachelius wurde bis jetzt noch nie näher beschrieben. FABRE-DOMERGUE sah ein einziges, in Teilung begriffenes Exemplar, ohne es eingehender zn studieren. Von früheren Beobachtern erwähnt WEISSE die Teilung in seinen „Petersburger Infusorien“ (50). Er fand ein Anfangsstadium (etwa meiner Textfigur IIIa entsprechend), von dem er eine flüchtige Umrißskizze giebt, ohne derselben eine genauere Beschreibung beizufügen.

Ferner entnehme ich schriftlichen Aufzeichnungen von Herrn Geheimrat BÜTSCHLI, die mir derselbe gütigst zur Durchsicht überließ, noch folgendes:

„SLACK [1]) (71) will über die Teilung des Trachelius Beobachtungen gemacht haben, die aber nicht sehr verständlich sind. Der hintere Sprößling soll zunächst ohne Rüssel sein nnd diesen auch nach 27 Stunden noch nicht vollständig entwickelt haben. Die gegebenen Abbildungen der Teilhälften sind etwas zweifelhaft, indem sie sehr wenig nach Trachelins aussehen, nnd auch die Angabe, daß die Teilung an einem sehr gepreßten und dadurch sehr verunstalteten Individuum eintrat, läßt vermuten, daß hier keine normale Teilung vorlag.“

[1]) Mir war dieses Werk selbst leider nicht zugänglich.

Da in meinen Knlturen sehr zahlreiche Teilungen auftraten. war es nicht schwer reichliches Untersuchungsmaterial zu erhalten. Ich benutzte dasselbe

1. nm den Verlanf der Teilung am lebenden Tiere wiederholt von Anfang bis zu Ende unter dem Mikroskop zu verfolgen;

2. konservierte ich möglichst verschiedene Stadien der Teilnng, die ich teils in toto studierte, teils in Serienschnitte zerlegte, um so, sowohl die äußeren Vorgänge bei der Teilung, als die innere Organisation der sich teilenden Tiere möglichst vollständig zu erkennen.

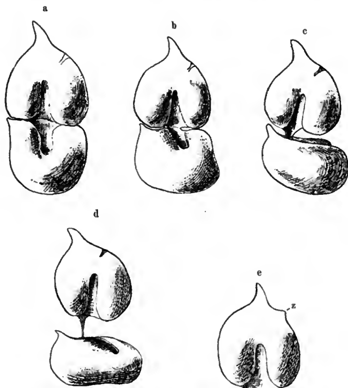
Ich erhielt so Einblick in recht interessante Verhältnisse, besonders auch an solchen Tieren, die im Moment der beendeten Teilung konserviert wurden. Nicht möglich war es, an den Nebenkernen irgend ein Teilungsstadium zu finden; möglicherweise teilen diese sich schon, wenn die äußere Gestalt des Tieres noch keinerlei Einschnürung zeigt, was ja anch bei anderen Infusorien vorkommt. Jedenfalls aber mnß die Teilung der Mikronuklei, wenn eine solche überhaupt stattfindet, der Durchschnürung des Makronukleus lange vorangehen; denn an Tieren, deren Makronukleus bei schon ziemlich fortgeschrittener Einschnürung des Körpers noch nicht durchgeschnürt war, zeigten sich an den Mikronuklei keine Teilungsstadien. Immerhin mögen diese Verhältnisse recht variabel sein, da ich andererseits auch Tiere fand, die äußerlich den Eindrnck der eben erst beginnenden Teilung machten, während ihr Makronukleus schon geteilt war (siehe Fig. 10).

Der äußere Verlauf der Teilung geht, wie aus den beigefügten, etwas schematischen Zeichnungen deutlich zu ersehen ist, so vor sich, daß in der Mitte des Tieres eine quere Ringfurche auftritt, welche bald mehr, bald weniger schräg zur Längsachse verläuft, stets aber so angelegt ist, daß sie oberhalb des Saugnapfes die Längsfurche des Tieres durchschneidet (siehe auch Fig. 2 u. 10 tf.).

Schon wenn diese Ringfurche noch relativ wenig vertieft ist, tritt an der dorsalen Seite des sich teilenden Tieres, dicht hinter der Teilfurche, eine Hervorwölbung auf (r in Fig. 10), welche die erste Anlage des Rüssels des hinteren Sprößlings darstellt. Diese Rüsselanlage wächst im Verlauf der weiteren Einschnürung des Tieres meist nicht erheblich, so daß der hintere Sprößling bei seiner Ablösung oft nur einen sehr unansehnlichen Rüssel besitzt, der erst nachträglich wächst; in anderen Fällen besitzt er jedoch schon am Schlusse der Teilung einen wohlentwickelten Rüssel.

Während der mehr und mehr fortschreitenden Durchschnürung, welche schließlich bewirkt, daß die beiden Sprößlinge nur noch

durch einen dünnen Plasmastrang verbunden sind, dreht sich das hintere Individuum immer mehr um seine Dorsoventralachse, so daß seine Längsachse schließlich senkrecht zu der des vorderen steht (Textfigur III d). Der verbindende Plasmastrang inseriert am vorderen Tiere ungefähr an der Stelle, die bei der Exkretion als After funktioniert. Die letzte Spur dieses Stranges verschwindet sehr bald



Textfigur III. Fünf aufeinander folgende Stadien der Teilung. z Zipfelartiger Rest des Verbindungsstranges.

nach erfolgter Trennung der Sprößlinge. Am hinteren Sprößling hinterläßt der Verbindungsstrang eine deutliche, zipfelförmige Ansbuchtnng des Plasmaleibes (Z in Textfigur III e). Die Stelle, an der sich diese findet, entspricht ihrer Lage nach dem Mund des vorderen Sprößlings. Auch wird an Stelle dieses Zipfels später der neue Mund gebildet. Nach eben beendeter Teilung ist von letzterem

jedoch noch keine Spur zu sehen; sowohl die Untersuchungen an in toto präparierten Tieren, wie solche, die an lückenlosen Schnittserien angestellt wurden, ergaben, daß im Momente der beendeten Teilung der hintere Sprößling noch keinen Mund und Schlund besitzt. An der Stelle des ersteren findet sich stets nur die erwähnte zipfelartige Hervorwölbung, welche der Verbindungsstrang hinterlassen hat. Die Anlage der von ihm über den Rüssel aufsteigenden Leiste, sowie die Anordnung der Cilien zeigen anfs Dentlichste, daß die Bildungsstätte des Mundes hier liegt (Fig. 15 m). Leider konnte ich jedoch den Vorgang der Schlund- nnd Mundbildung nicht verfolgen.

Während der hintere Sprößling einen sehr wenig entwickelten Rüssel und gar keinen Mund besitzt, hat er bei der Teilnng den Saugnapf der Mutter vollständig übernommen, der, wie schon oben erwähnt nnd wie aus den Fig. 2 u. 10 deutlich ersichtlich ist, hinter der Teilungsebene zu liegen kommt. Fig. 6 zeigt einen Querschnitt dnrch ein solches Teilungsstadium, bei dem der Saugnapf und seine Umgebung besonders schön ausgebildet war, und welches daher auch zur Veranschaulichung seines Baues Verwendung fand.

Der vordere Sprößling hingegen besitzt natnrgemäß einen wohlausgebildeten Mund, Schlund und Rüssel, dagegen vertieft sich seine rechtsseitige Fnrche noch nicht zn einem Saugnapf.

Über das Verhalten der Kerne vermag ich dem schon oben Mitgeteilten nur wenig hinznzufügen. Der Makronukleus zeigt vor der Durchschnürung in seiner Mitte eine längsstreifige Struktur und enthält, ebenso wie im ruhenden Znstande, oft dichtere Einschlüsse (Fig. 20).

Regeneration.

Im Anschluß an die natürliche Teilung möchte ich noch einige Resultate mitteilen, welche künstliche Teilungs- oder vielmehr Regenerationsversuche ergaben.

Balbiani (88) war meines Wissens der Einzige, welcher mit Trachelius Experimente angestellt hat, und auch diese sind nnr sehr gering an Zahl.

Seine Versuche waren folgende:

1. durchschnitt er Tiere in der Richtung der Längsachse. Die Teilstücke schrumpften znsammen, lebten noch einige Stunden und gingen zu Grunde;

2. teilte er Tiere quer und erhielt schon nach weniger als fünf Stunden zwei vollständige Regenerate, wenn beide Teile Stücke des

Makronnkleus enthielten. War das eine der beiden Stücke kernlos, so lebte es wohl noch einige Tage, starb aber dann ab, ohne sich zu regenerieren.

Eine dritte Art der Versuchsanordnnng, bei der ein Tier durch drei mehr oder weniger quer verlaufende Schnitte in vier Stücke zerlegt wurde, von denen die beiden mittleren Teile des Kernes enthielten, führte zu keiner einzigen Regeneration. Die kernhaltigen Stücke lebten noch ca. einen halben Tag, ohne sich zu regenerieren, und gingen dann zu Grunde. Balbiani schiebt die Nichtregeneration dieser kernhaltigen Stücke dem schädigenden Einflusse zu, den das eindringende Wasser anf das Plasma ausübe. Er giebt anf Grund der mitgeteilten Versuche für Trachelins an, daß Längsschnitte nie zu Regenerationen führen, während Querschnitte in überraschend kurzer Zeit vollständige Regenerate liefern, sofern sie auch nur einen kleinen Teil des Makronnkleus enthalten.

Das allgemeine Resultat seiner Untersuchungen faßt Balbiani in dem Schlußsatz zusammen:

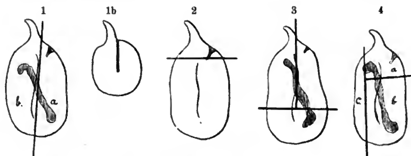
„Les faits rapportés suffisent néanmoins pour montrer que le Trachelius ovum se régénère avec nne grande facilité, lorsqne le fragment retranché contient une petite portion du noyau."

Die Untersuchuugsresultate von Balbiani scheinen mir eine derartige Schlußfolgernng allerdings nicht zu rechtfertigen, dagegen könnten die Ergebnisse meiner Untersuchungen, welche denen Balbiani's znm größten Teil widersprechen, ihre Richtigkeit beweisen.

Ich will daher einige der interessantesten Versuche etwas ausführlicher beschreiben.

Znnächst durchnitt ich um $^1/_4$6 Uhr (p. m.) ein Tier längs, ungefähr in der den Körper durchziehenden Längsfurche (Textfig. IV, 1). Teilstück a blieb ausgestreckt und rotierte langsam um die Längsachse; schon nach knrzer Zeit war sein Körper wieder allseitig geschlossen und am nächsten Morgen war es vollständig regeneriert. Das mit dem Rüssel versehene Teilstück b drehte sich mit ungeheurer Geschwindigkeit um den Mittelpunkt der Schnittfläche, nnd binnen kurzem war derselbe Effekt wie bei a, wenn auch auf ganz andere Weise, erzielt, indem sich nämlich die vordere nnd hintere Hälfte der Wnndfläche aneinander legten und mit einander verwuchsen (1b). So entstand ein Tier mit allseitig geschlossener Wundfläche, welches nur halb so lang war als das ursprünglich durchschnittene. Am nächsten Morgen war auch dieses Tier vollständig wieder hergestellt nnd unterschied sich in nichts von dem Teilstück a.

Am gleichen Tage, ungefähr drei Stnnden nach der ersten Besichtignng, d. h. um $^1/_2$12 Uhr a. m., dnrchschnitt ich das aus b regenerierte Tier quer; doch gingen beide Teilstücke alsbald zu Grnnde. Ob ungeschickte Schnittführung oder die knrz nach vollendeter Regeneration ausgeführte Operation daran schnld waren, ist nicht zu entscheiden.



Textfigur IV. Regenerationsversuche.

Das aus a regenerierte Tier beließ ich zwei Tage in der feuchten Kammer und durchschnitt es dann in der in Fig. 2 angegebenen Weise. Der vordere Teil, von dem ich nicht angeben kann, ob er ein Stück des Kerns enthielt, schloß seine Wunde, lebte auch noch über 24 Stunden, ohne jedoch vollständig zu regenerieren. Das hintere Teilstück hatte nach fünf Stunden einen vollständig ausgebildeten Mnnd und Schlund und einen noch kurzen Rüssel. Bei der nächsten Untersuchnng etwa 14 Stunden später war es vollständig wieder hergestellt.

Die Durchschneidung eines Tieres in der in Fig. 3 dargestellten Weise ergab drei vollständige Regenerate.

Bei der in Fig. 4 dargestellten Operation waren a nnd b nach fünf Stunden vollständig regeneriert; c rollte sich zu einer allseitig mit Cilien bedeckten Kugel ein, die noch mehrere Stunden lebhaft rotierte, am nächsten Tage aber abgestorben war.

Ich will mich mit der Besprechnng dieser speziellen Fälle begnügen und nnr noch znfügen, daß qner- und längsdnrchschnittene Individuen sich stets nach relativ kurzer Zeit schon vollständig regenerierten: falls dieselben einen Brnchteil des Makronuklens enthielten, der Schnitt nicht ungeschickt, d. h. in mehreren Absätzen geführt war, und wenn dafür Sorge getragen wurde, daß die Tiere sofort nach der Operation mit einer genügenden Menge Kulturwasser

versehen wurden, da man vor der Operation mit Vorteil möglichst viel Wasser absaugt, um leichter operieren zu können.

Jedenfalls genügt Obiges, um zu zeigen, wie leicht Trachelius regeneriert, selbst wenn er längs durchschnitten wird und wenn die Wundfläche eine relativ große ist, so daß also meine Untersuchungen zwar zum großen Teil in Widerspruch mit denen Balbiani's stehen, wohl aber geeignet sind, seine oben citierten Schlußworte zu bestätigen.

Konjugation.

Zum Schluß sei nur noch auf Fig. 22 hingewiesen, welche das einzige konjugierte Paar darstellt, das ich fand. Es läßt sich nicht viel mehr darüber mitteilen, als daß das Plasma nicht wie beim normalen Tiere in Stränge geordnet ist, sondern den Körper der Tiere ziemlich gleichmäßig erfüllt.

Jedes Individuum enthielt eine größere und eine kleinere Vakuole, von denen die letztere den Makronukleus umschließt, welcher — wie schon früher erwähnt — in diesem Zustande aus zwei dicht neben einander liegenden Kugeln besteht; diese Vakuole um den Makronukleus dürfte jedoch vermutlich nur durch Schrumpfung desselben bei der Konservierung entstanden sein; Mund, Schlund und Saugnapf waren nicht nachweisbar.

Interessant ist die Art und Weise, in der die Tiere zu einander orientiert sind; es stimmt dies nicht mit der von Balbiani gegebenen Abbildung überein, auf welcher die Rüssel beider Tiere neben einander liegen. Da sonst Konjugationszustände nie beobachtet wurden, ist schwer zu entscheiden, welcher Konjugationsmodus der gewöhnliche ist.

Ich teile diesen recht spärlichen Befund nur mit, weil Konjugationen bei Trachelius nur selten vorzukommen scheinen und daher auch ein geringer Beitrag immerhin von Wert ist.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrat Prof. O. Bütschli für sein reges Interesse und die freundliche Unterstützung bei der Abfassung der Arbeit meinen innigsten Dank anszusprechen.

Ebenso bin ich auch Herrn Prof. A. Schuberg für mannigfachen Rat und freundliche Hilfe aufrichtig dankbar.

Heidelberg, März 1903.

Litteraturverzeichnis.

93. Abilgaard, P. C.: Tirude nye Infnsions Dyr. Scrioter af naturlustor selsk Kjobnh. Bd. III. 1793.
61. Balbiani, E. G.: Recherches sur les phénomènes sexnels des Infusoires. Jonrn. de la Physiol. 1861.
88. Derselbe: Recherches expérimentales snr la mérotomie des Infusoires ciliés, Recenil zoologiqne Bd. V. Fasc. I. 1888.
76. Bütschli, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilnng und die Konjugation der Infusorien. Abh. der Senckenb. Natnrf.-Gesellsch. Bd. X. 1876.
89. Derselbe: Bronn's Klassen n. Ordn. des Tierreichs. Bd. I. Abt. III. 1887—89.
92. Derselbe: Untersnchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
59. Claparède u. Lachmann: Etndes snr les Infusoires et les Rhizopodes. Genf 1858—59.
53. Cohn, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. IV. 1853.
38. Ehrenberg, Ch. G.: Die Infusionstiere als vollkommene Organismen. Berlin 1838.
75. Eichhorn, J. C.: Beiträge zur Kenntnis der kleinsten Wassertiere. 1775.
84. Entz, G.: Über Infnsorien des Golfes von Neapel. Mitteil. der zool. Station. Bd. V. 1884.
88. Derselhe: Studien üher Protisten. Teil I. 1888.
90[1], Fabre-Domergue, P.: Sur le systeme vasculaire contractile des Infnsoires ciliés. C. R. de la Soc. de Biol. 1890.
90[2]. Derselhe: Sur qnelqnes particnlarités d'organisation dn Trachelius ovum. C. R. de la Soc. de Biol. 1890.
91. Derselbe: Etnde snr le Trachelius ovnm. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Jahrg. 27. 1891.
**) Derselbe: Le Trachelins. Le Natnraliste 14 Ann. Nr. 120. p. 62—64.
84. Foulke, S. G.: A new Species of Trachelius. Proceed. of the Acad. of natnrhist. of Phil. 1884.
85. Dieselbe: Trachelius ovum. I. N. Y. Microscop. Society. 1885.
57. Gegenbauer, C.: Bemerkungen üher Trachelins ovum Ehrbg. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1857.
56. Lachmann, K. Fr. S.: Über die Organisation der Infusorien, insbesondere der Vorticelliden. Arch. f. Anat. n. Phys. 1856.
82. Kent, W. S.: A Mannel of the Infusoria. 1881—82.
02. Kölsch, K.: Untersnchungen über die Zerfließnngserscheinnngen der ciliaten Infnsorien. Zool. Jahrb. Aht. f. Anat. n. Ontog. Bd. 16. Heft 2.
98. Prowazek, S.: Vitalfärbnngen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 63. 1898.
99. Derselhe: Kleine Protozoenbeobachtungen. Zool. Anz. Bd. XXII. 1899.
00. Derselbe: Protozoenstndien II. Arbeiten aus dem zool. Institut in Wien. Bd. XII. Heft 3. 1900.

**) Leider war es mir, trotz vieler Bemühungen, nicht möglich diese Arbeit zu erhalten.

89. Schewiakoff, W.: Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Infusorien. Bibliotheka Zoologica. (Chun. n. Leuckardt.) Heft 5. 1889.
64. Schmidt, O.: Snpplement der Spongien des Adriatischen Meeres. Leipzig 1864.
03. Schrank, F.: Fauna boica. Bd. III. 1803.
66. Schwalbe, G.: Über die kontraktilen Behälter der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. 1866.
45. v. Siebold, Th.: Lehrbuch der vergl. Anat. der wirbellosen Tiere. 1845.
71. Slack, H. I.: Marvels of Pondlife. London 1871.
59. Stein, Fr.: Organismus der Infusionstiere. Bd. I. 1859.
67. Derselbe: Idem. Bd. II. 1867.
98. Tönniges, C.: Die feineren Banverhältnisse von Opalina ranarnm. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1898.
50. Weisse, J. F.: Verzeichnis von in St. Petersburg beobachteten Infusorienarten. 2. Nachlese. Bull. phys. mathem. de l'Acad. de St. Petersburg. Bd. VIII.
00. Wesenberg-Lund: Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Ban der Planktonorganismen und dem spec. Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralblatt. Bd. XX. Nr. 18 n. 19.
93. Zacharias, O.: Forschungsberichte ans der zool. Station zu Plön. Teil II. 1893.

Figurenerklärung.

Tafel XIII.

(Verzeichnis der Abkürzungen.)

al	Alveolarsaum.	n	Nnkleus.
cp	Corticalplasma.	p	Porus der kontraktilen Vaknole.
cv	Kontraktile Vaknole.	pl	Pellicula.
g	Granula.	r	Rüssel.
h	Mantel des Schlunds.	rl	Rüsselleiste.
k	Körnchen an der Basis der Cilien.	s	Saugnapf.
lw	Lippenwulst um den Mund.	spl	Schlundplasma.
lf	Längsfurche.	tf	Teilnngsfurche.
m	Mnnd.	v	Körpervaknole.
min	Mikronukleus.		

(Die Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen.)

Fig. 1. Mund und Schlund im Längsschnitt, Mnnd geöffnet, ein Pfropf von Plasma (spl) ragt ans seiner Öffnnng hervor, (lw) der von Cilien freie Lippenwulst, h der Mantel des Schlunds. Fix. Osmiumsäure 1 proz. Färbung Eisenhämatoxylin. Schnittdicke 5 μ. Comp. Ocul. 8, Immers. 2 mm. Vergr. 1000.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Anfangsstadium der Teilung. Schräge Teilungsfurche (tf). Saugnapf (s) hinter derselben. Bakterienähnliche Gebilde im Plasma verstreut. Fix. Osminmsäure 1 proz. Färbnng Eisenhämatoxylin. 4 μ Ocul. 1 Obj. DD.

Fig. 3. Kontraktile Vakuole mit Ausführgang und Porus (p) im Längsschnitt. Fix. Osminmsäure 1 proz. Färbung Dahlia. Comp. Ocul. 8, Immers. 2 mm. Vergr. 1000.

Fig. 4. Kontraktile Vaknole im Längsschnitt von elliptischer Gestalt. Fix.?

Fig. 5. Bakterienähnliche Gebilde aus Fig. 2 (einem anderen Schnitte entnommen) stärker vergrößert. Comp. Ocnl. 12, Immers. 2 mm. Vergr. 1500.

Fig. 6. Querschnitt durch einen eben aus der Teilung hervorgegangenen hinteren Teilsprößling. Anordnung des Endoplasmas im Umkreise des Saugnapfes (s). Makronukleus (n) qnergeschnitten. Fix. Osminmsäure 1proz. Färbung Alaunkarmin. Ocul. 1, Immers. 2 mm. Vergr. ca. 400.

Fig. 7. Querschuitt des Makrouukleus mit anliegeudem Mikronukleus (miu). Fix. Osmiumsänre 1proz. Färhung Dahlia.

Fig. 8. Mit Osmiumsäure fixiertes Tier. Ansicht vou der rechteu Seite; der Saugnapf (s) ist vou oben sichthar; cv kontraktile Vaknoleu, m Mund und Schlund, n Makrounkleus.

Fig. 9. Mund (m) von der Fläche geseheu, nach dem Leben gezeichuet, nm die Anordnuug des Plasmas in seiner Umgehung zu zeigeu. n Makrounkleus.

Fig. 10. Anfangsstadium der Teilung in rechtsseitiger Ansicht Totalpräparat. Links auf der Rückseite hinter der Teiluugsfnrche (tf) erste Audeutuug des ueuen Rüssels (r'); rechts Sangnapf (s) von ohen sichthar. Makronuklei (u und u') schon fertig geteilt. Fix. Osmiumdämpfe, Färbnng Alanukarmin. Ocnl. 1, Ohj. DD.

Fig. 11. Tier iu Rückeulage im optischen Läugsschnitt. Muud und Rüssel siud zur leichtereu Orientierung eingezeichnet. Saugnapf (s) iu der Läugsfurche (lf). Anordnnng des Protoplasmas in seinem Umkreise und der davon ausgehenden Plasmastränge. Fix. Osmiumsäure 1proz.; Kauadahalsam. Ocul. 1, Ohj. DD.

Tafel XIV.

Fig. 12. Eiue Partie Endoplasma mit drei verschiedenen Arten vou Grannla nach Färhung mit Hämatoxyliu (etwas schematisiert) siehe Text p. 455.

Fig. 13. Granula 3, Fig. 12. Durchm. ca. 2—4 μ. Färbung Dahlia.

Fig. 14. Endoplasmastrang stark vergrößert mit eingelagerteu Granula.

Fig. 15. Mundregiou (m) uud Rüsselanlage (r) eines im Momente der beendeteu Teilung fixierten hinteren Teilsprößlings (m), zipfelartiger Rest des Verhindungsstrauges der beiden Sprößlinge, an desseu Stelle sich der uene Mund hildet. Fix. Osmiumsäure 1proz.; Sodalösung 5proz., Glyceriu 1proz.

Fig. 16. Nebenkeru stark vergrößert. Färbnng Hämatoxylin 1proz. und chromsaures Kali.

Fig. 17. Grannla (Nr. 3 Fig. 12) nach Färhnng mit Eosin, stark vergrößert.

Fig. 18. Alveolarsaum im Durchschnitt, pl Pellicula. Beh. Osmiumsäure. 1proz. Sodalösung, 5proz. Glycerin.

Fig. 19. Durchschnitt des Alveolarsaumes und des darunter liegeuden Cortikalplasmas, in dem eine dichte Lage von Grannla (Nr. 3 Fig. 12). Färhung Dahlia.

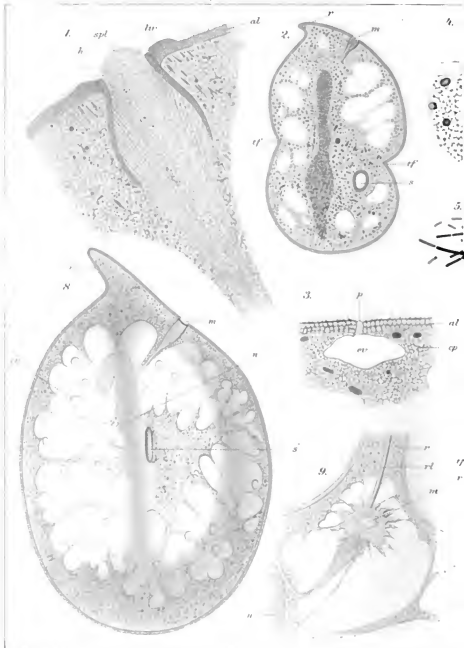
Fig. 20. Ein in Teilnng hegriffeuer Makrounkleus mit dichteren Einschlüssen uud drei anliegendeu Mikronuklei (min). Färhung Alaunkarmin.

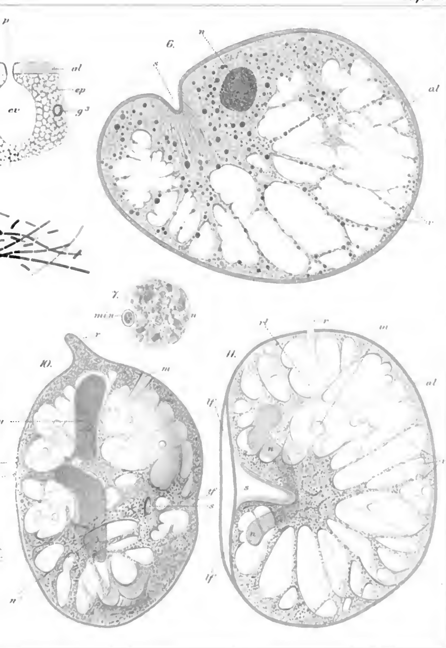
Fig. 21. Ein Makronnkleus mit 13 Mikronnklei nach Behandlung mit Jodgrün-Essigsäure.

Fig. 22. Konjugationszustand, Totalpräparat. Osmiumsäume, 1proz. Alaunkarmin. Comp. Ocul. 6, Ohj. DD.

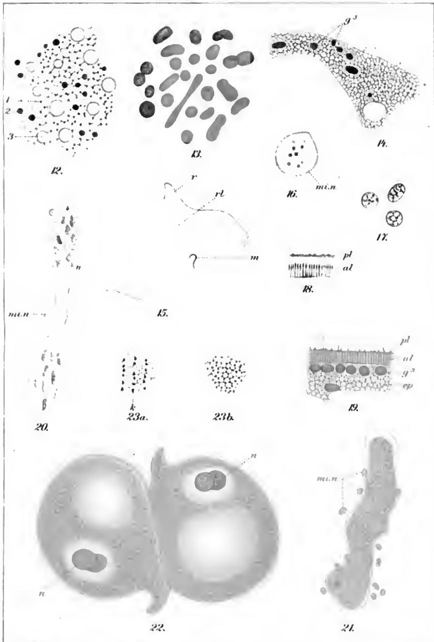
Fig. 23. Körperoherfläche. a) Bei hoher Einstellung. Waheu des Alveolarsaumes. k Köruchen an der Basis der Cilien. h) Bei tieferer Einstelluug. Optischer Querschnitt durch die Wahen des Alveolarsaumes mit verdickten Knoteupuukten der Wahen. Osminmsäure 1proz., Dahlia.

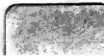
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

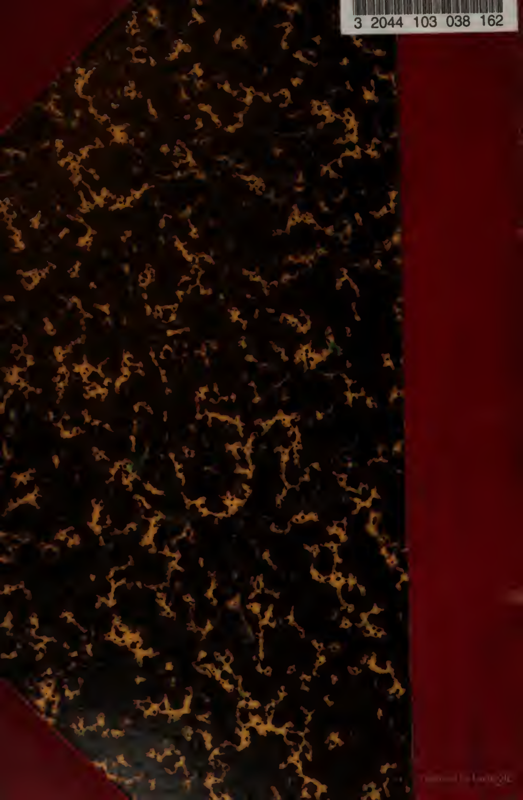

1.
spl
h
lw
al
2.
r
m
tf
tf
s
4.
5.
8.
m
n
3.
p
al
cv
cp
s
r
rl
tf
r
m
9.
n



Fischer,


1
2
3
12.
13.
g³
14.
16.
mi.n
r
rl
17.
n
m
pl
al
18.
mi.n
15.
pl
al
g³
ep
19.
20.
k
23a.
23b.
n
n
22.
mi.n
21.




3 2044 103 038 162